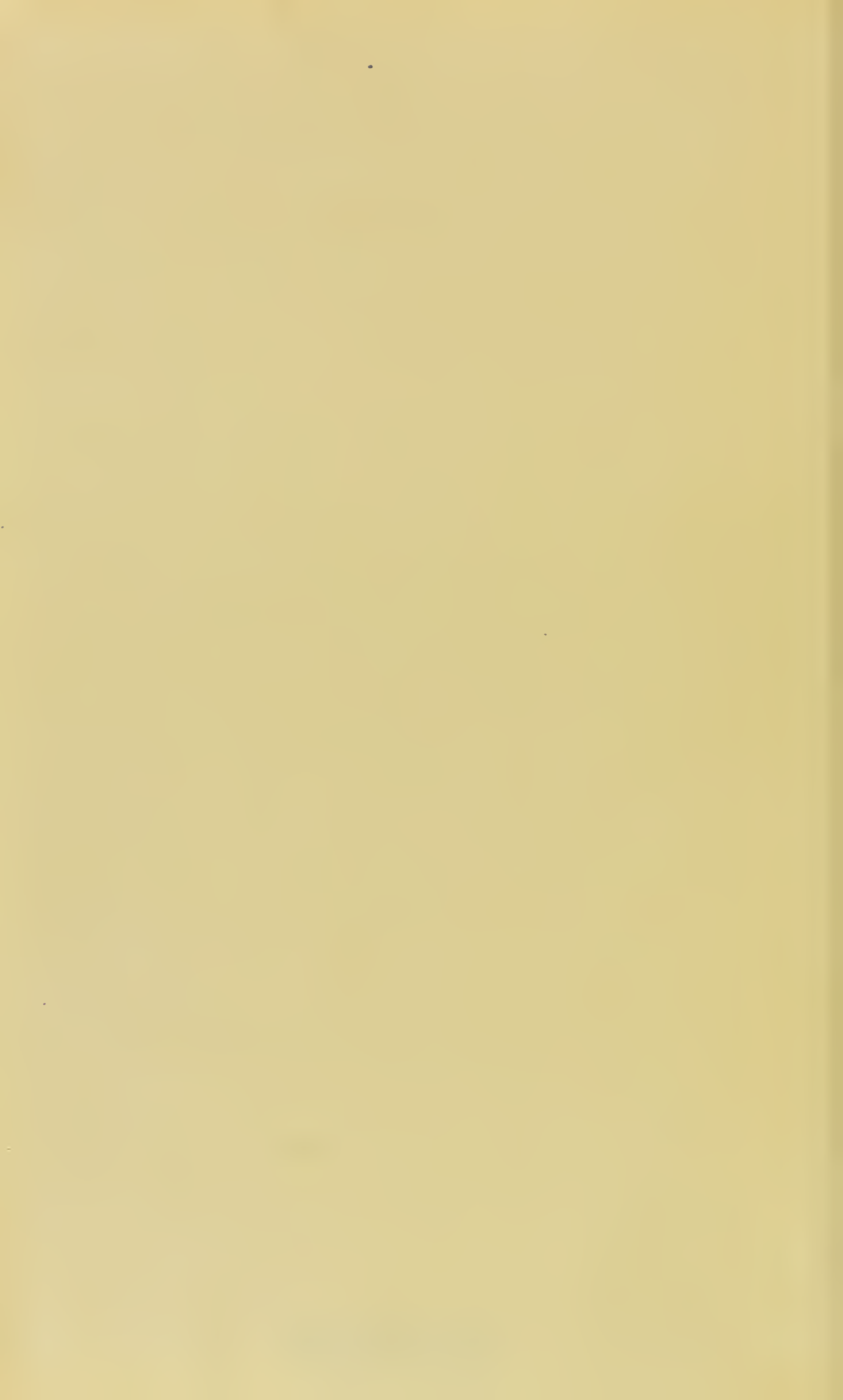
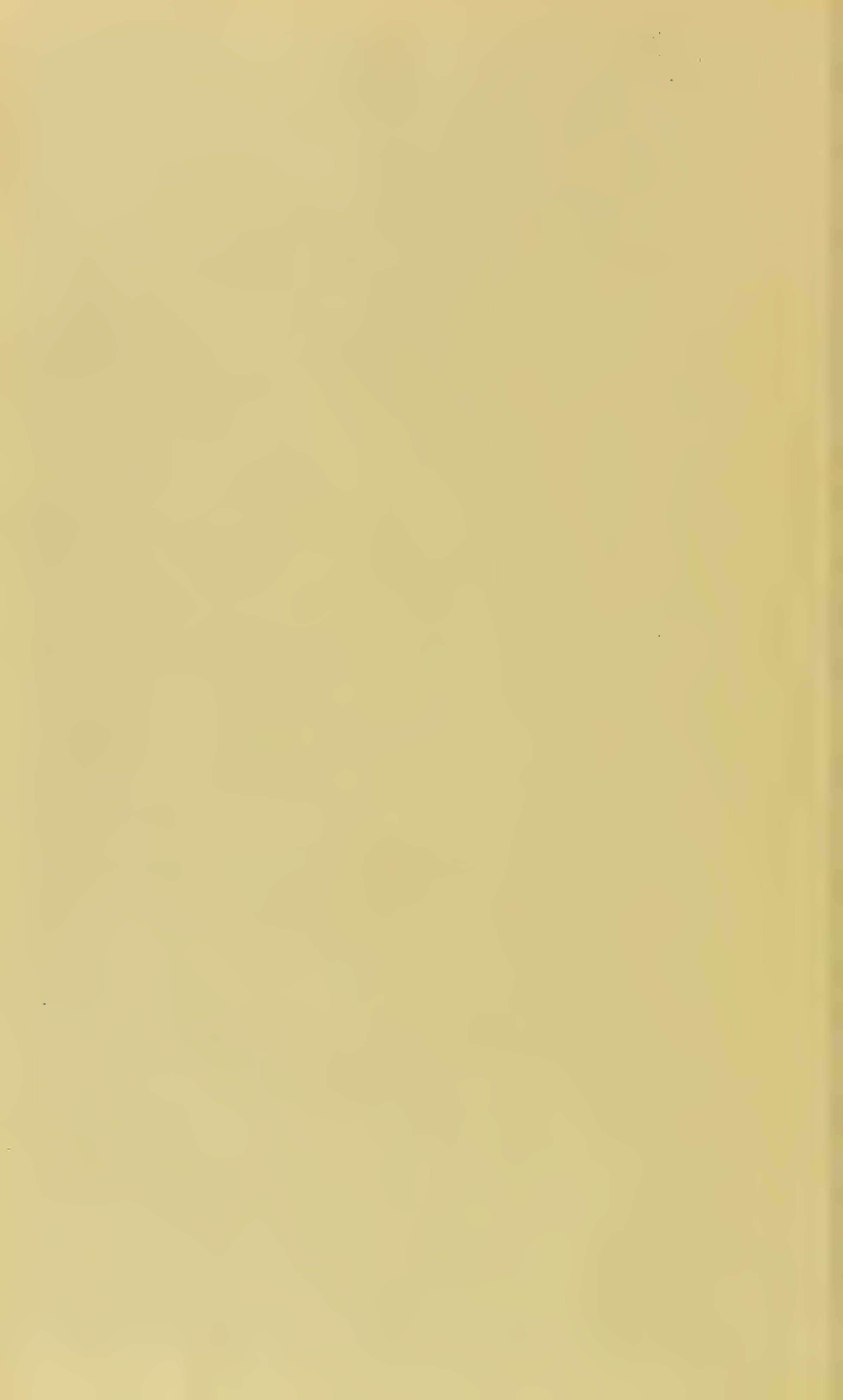


Ps. 19







Physiologie

des

Menschen und der Säugethiere

von

Prof. Dr. **Immanuel Munk**,
Abtheilungs-Vorsteher am physiologischen Institut der Universität in Berlin.

Vierte Auflage.



Physiologie

des

Menschen und der Säugethiere.

Lehrbuch für Studirende und Aerzte

von

Prof. Dr. **Immanuel Munk,**
Abtheilungs-Vorsteher am physiologischen Institut der Universität in Berlin.



Vierte Auflage.
Mit 120 Holzschnitten.

Berlin 1897.
Verlag von August Hirschwald.
NW. Unter den Linden 68.



Aus dem Vorwort zur ersten Auflage.

Das vorliegende Lehrbuch soll zunächst zum Gebrauch der Studirenden dienen, dem Anfänger das Verständniss der Physiologie erleichtern und sein Interesse für die Disciplin erwecken. Von diesem Gesichtspunkte allein habe ich mich bei der Auswahl des Gebotenen und der Art der Darstellung leiten lassen. Mein Bestreben ging dahin, nur die wesentlichen und gesicherten Thatsachen der Physiologie in zusammenhängender, elementarer und möglichst wenig voraussetzender Darstellung vorzuführen. Wo es anging, habe ich eine kurze Recapitulation der Hauptlehren aus der Physik und der Chemie, soweit sie zum Verständniss der physiologischen Deductionen nothwendig waren, hinzugefügt.

Die Ausdehnung der Betrachtungen über die Säugethierreihe hat zur Folge gehabt, dass einzelnen Capiteln, so der Verdauung, der Lehre von den Ausscheidungen, vom Gesammtstoffwechsel, von den Nahrungsmitteln und von den Ortsbewegungen eine umfassendere Behandlung zu Theil werden musste. Ist daher das Lehrbuch zunächst für den Studirenden bestimmt, so wird doch auch der Vorgerücktere manches Interessante darin finden, insbesondere was die weit und breit in der Litteratur zerstreuten Erfahrungen über die Säugethiere anlangt. Der Zweck des Buches und das Streben nach möglichster Kürze haben es mit sich gebracht, dass bei z. Z. noch streitigen Fragen, ohne Vorführung der verschiedenen darüber herrschenden Ansichten, die gangbarste und wahrscheinlichste Darstellung gegeben wurde. Aus den vorliegenden, am meisten vertrauenswürdigen Analysen berechnete Mittelwerthe sollen eine Vorstellung von der quantitativen chemischen Zusammensetzung der Organe und Flüssigkeiten des Thierkörpers, sowie der Nahrungsmittel liefern.

Vorwort zur zweiten Auflage.

Der wohlwollenden Kritik, die in medicinischen, thierärztlichen und landwirthschaftlichen Zeitschriften meinem Lehrbuch zu Theil geworden ist, auch in der neuen Auflage nach Möglichkeit zu genügen, ist mein ernstes Bestreben gewesen. Ich habe daher, unter Beibehaltung der allgemein gebilligten Eintheilung des Stoffes, sämmtliche Capitel durchgearbeitet, erweitert und verbessert, durch eine Reihe neuer Holzschnitte die Darstellung anschaulicher zu machen gesucht, insbesondere aber mich bemüht, den inzwischen erzielten gesicherten Fortschritten unseres Wissens thunlichst gerecht zu werden. Wie schwer dies gerade bei einer im vollsten Fluss befindlichen Disciplin, wie der Physiologie ist, wird jeder Sachkundige zugeben. Bei der Fülle des zu behandelnden Stoffes hat es sich, ungeachtet des Strebens nach möglichster Kürze und ungeachtet der reichlichen Verwendung des Kleindrucks, nicht vermeiden lassen, dass der Umfang des Buches um $2^3/_4$ Bogen zugenommen hat.

Vorwort zur vierten Auflage.

Ohne eine durchgreifende Umgestaltung vornehmen zu brauchen, konnte ich mich diesmal darauf beschränken, sämmtliche Capitel einer sorgfältigen Durchsicht zu unterziehen und den in den letzten Jahren geförderten Neuerwerb, soweit er thatsächlich erschien, dem Text einzuverleiben. Von dem vegetativen Theil abgesehen, dürfte insbesondere die Darstellung der Muskel- und Nervenphysiologie durch Umarbeitung, Erweiterung und Einfügung der neueren Anschauungen (Isometrie, Knochenarchitektur, Gelenke, Stehen; Neuronenlehre u. A.) gewonnen haben. Durch geeignete Kürzung in der Erörterung des minder Wichtigen konnte erzielt werden, dass ungeachtet der mannigfachen Erweiterungen und der zur Veranschaulichung der Darstellung eingefügten neuen Abbildungen der bisherige Umfang nur um einen Bogen überschritten worden ist.

Berlin, im September 1896.

I. Munk.

Inhalt.

Dritter Theil.

Einleitung.

Die Physiologie ist die Lehre vom Leben oder die Lehre von den gesammten Vorgängen und Veränderungen im lebenden Thier- und Pflanzenleib. Im weiteren Sinne bezeichnet man sie wohl auch als Biologie, als die Wissenschaft von der lebendigen Natur. Die Aufgabe der Physiologie ist es, die Verrichtungen der einzelnen Theile oder Organe, ihre Beziehungen zu einander und zum Gesammtkörper der Thiere und Pflanzen, ferner die Einzelheiten der als Lebensprocesse bezeichneten, in den Organismen aus inneren Ursachen erfolgenden Veränderungen, die Bedingungen ihres Zustandekommens und die Gesetzmässigkeit ihres Ablaufes kennen zu lehren. Stützt sich daher die Physiologie einerseits auf die Kenntniss von der Beschaffenheit der einzelnen Organe, auf die Anatomie im weitesten Sinne, und zwar nicht nur auf die gröbere, welche die mit blossem Auge wahrnehmbare Zusammensetzung lehrt, sondern auch auf die feinere, die Gewebelehre oder Histologie, so bedarf sie anderseits fast aller naturwissenschaftlichen Zweige, vor Allem der Physik, der Chemie und der beschreibenden Naturwissenschaften: Botanik, Zoologie und Mineralogie als ihrer Hilfswissenschaften. Ja genauer betrachtet, sind die Physik und die Chemie nicht als ihre Hilfswissenschaften zu erachten, man kann fast sagen: die Physiologie ist auf Lebewesen angewandte Physik und Chemie. Denn wie sich im Laufe der Darstellung ergeben wird, beherrschen die physikalischen und chemischen Gesetze, denen die starre Welt des Unbelebten unterworfen ist, auch den belebten Thier- und Pflanzenkörper, nur dass dieselben durch das Eingreifen der lebendigen Formelemente manche Einschränkung und Modificirung erfahren.

Man stellt wohl die Physiologie des Menschen und der Thiere als Zoophysiologie der Pflanzenphysiologie als Phytophysiologie gegenüber; allein abgesehen von der mannigfachen Wechselwirkung zwischen Thier- und Pflanzenreich, von ihrem innigen Zusammenhange hinsichtlich ihres Entstehens, Lebens und Vergehens ist eine Trennung beider seit der fundamentalen Entdeckung von Schleiden und Schwann, wonach Pflanzen und Thiere auf dieselbe Weise aus Elementarorganismen, den Zellen zusammengesetzt sind, kaum noch zulässig. Und wenn ungeachtet dessen die Phy-

siologie der Thiere gesondert von der der Pflanzen behandelt wird, so hat dies seinen guten Grund darin, dass das Beobachtungs- und Erfahrungsmaterial beider, im Princip zusammengehörigen Disciplinen so mächtig angewachsen ist, dass aus didaktischen Rücksichten eine Trennung beider oder wenigstens eine vorherrschende Behandlung der Thierphysiologie gegenüber der Pflanzenphysiologie geboten ist. Ja bei der ausserordentlichen Mannigfaltigkeit des Thierreiches ist es schon eine der schwierigsten Aufgaben, die im Einzelnen mehr oder weniger abweichenden Lebensvorgänge der zahlreichen Thierclassen zusammenfassend zu behandeln, und vollends wirkt diese Mannigfaltigkeit für den ersten Ueberblick, für das Verständniss der Elemente der Thierphysiologie verwirrend. Es hat deshalb seine Berechtigung, die Physiologie einer Classe des Thierreiches und zwar der am höchsten stehenden, zu der auch der Mensch gehört, der Säugethiere, gesondert zu betrachten und nur in so weit auf die übrigen Classen gelegentlich zurückzugreifen, als es sich um Erfahrungen handelt, die bisher aus äusseren oder inneren Gründen an den Säugethieren sich nicht haben gewinnen lassen. Auf der anderen Seite ist eine noch engere Begrenzung des Gebietes, die alleinige Behandlung der Physiologie des Menschen, um so weniger thunlich, als wir, streng genommen, von der Physiologie des Menschen nicht allzu viel wissen. Die Beobachtungen, die sich am lebenden Menschen oder an Hingerichteten oder endlich in Krankheitsfällen, gleichsam an von der Natur angestellten Versuchen, in dieser Hinsicht haben gewinnen lassen, sind — die Lehre von den Sinnen ausgenommen — zumeist so dürftig, dass sie eine nur einigermassen befriedigende Kenntniss von den Verrichtungen des menschlichen Körpers nicht hätten verschaffen können. Dagegen sind wir in der glücklichen Lage, den Lebensvorgängen der den Menschen theils verwandten, theils nahe stehenden anderen Säugethiere, für gewisse Fragen auch den Vögeln, Amphibien und Reptilien auf dem Wege der Beobachtung und des Versuches Verständniss abzulauschen. Der Versuch am Thiere, d. h. die Beobachtung der Lebenserscheinungen am lebenden oder frisch getödteten Thiere unter künstlich von uns gesetzten Bedingungen bietet daher eins der wesentlichsten Hilfsmittel zur Erforschung der physiologischen Vorgänge, und die vorsichtige Uebertragung der an anderen Säugethieren gewonnenen Erfahrungen auf den Menschen ist um so eher gestattet, als einmal die Uebereinstimmung zwischen den Lebensprocessen des Menschen und der Thiere in vielen Punkten thatsächlich festgestellt und nicht selten direct zu beobachten ist, ferner in den Verrichtungen gleichartiger Formelemente, mögen diese nun im Körper des Menschen oder eines anderen Säugethieres vorkommen, unzweifelhafte Analogien bestehen, nur dass sich hierbei qualitative oder quantitative Abweichungen geltend machen. Der Versuch am lebenden Thiere, die Vivisection, ist daher auch für den Ausbau der Physiologie des Menschen, für die Kenntniss der normalen Lebenserscheinungen des Menschen, eins der wichtigsten

Hilfsmittel und bei den innigen Beziehungen, die zwischen den Vorgängen im gesunden und kranken Körper bestehen, insofern letztere nur Abweichungen von der Norm darstellen, zugleich für die Ergründung der abnormen Lebensvorgänge, die man als Krankheiten zusammenfasst, von nicht zu unterschätzender Bedeutung.

Der einzig durchgreifende Unterschied zwischen Organismen oder Lebewesen und Anorganismen, den Objecten der unbelebten Natur, besteht darin, dass in den letzteren zwar eine Anziehungskraft vorhanden ist, welche die einzelnen starren und gleichartigen Theilchen zu Aggregaten vereinigt und zu bestimmten Formen, Krystallen, anordnet, dass aber in ihnen die Mineraltheilchen im ruhenden stabilen Gleichgewicht unverändert verharren, während ein jedes lebende Wesen, ein jeder Organismus, gleichviel ob Thier oder Pflanze, mit dem Vermögen begabt, Stoffe der Aussenwelt aufzunehmen, sie chemisch zu verarbeiten und dafür Stoffe auszuscheiden, welche für ihn unbrauchbar geworden sind, ungeachtet scheinbarer Constanz der äusseren Form und Beschaffenheit, sich in einem steten Fluss, in einem steten Wechsel der ihn zusammensetzenden und die Kraftäusserung bedingenden Stoffe befindet, ein Zustand, der, wofern die aufgenommene und abgegebene Stoffmenge, sowie die an und vom Organismus geleistete Arbeit im Gleichgewicht sind, von E. du Bois-Reymond als „dynamisches Gleichgewicht" bezeichnet wird. Die jedem lebenden Wesen zukommende Fähigkeit, mit der Aussenwelt in Wechselwirkung zu treten, besitzen schon die Elementarorganismen, die Zellen, aus denen sich alle pflanzlichen und thierischen Gewebe aufbauen. Die Pflanzenzellen bestehen nach dem zuerst von Schleiden (1838) aufgestellten Schema aus einer doppelt contourirten Zellmembran oder Cellulosenkapsel, einem feinkörnigen eiweissartigen Inhalt, dem Zellleib, dessen periphere verdichtete Schicht, früher als primäre Zellmembran aufgefasst, von v. Mohl als „Primordialsehlaueh" bezeichnet worden ist, einem im Zellleib suspendirten sphärischen Bläschen, dem Zellkern (Nucleus), der seinerseits wieder ein oder mehrere glänzende Körnchen, die Kernkörperchen (Nucleolus) enthält. Schleiden ist der Nachweis gelungen, dass alle pflanzlichen Organismen durch die Form einer Zelle hindurchgehen müssen. Die Verallgemeinerung dieser Theorie, die Uebertragung derselben auf die thierischen Organismen ist das grosse Verdienst von Theodor Schwann (1839). Während Schwann das Schema der Pflanzenzelle auch für die thierische Zelle aufstellte, überzeugte man sich weiterhin, dass die Cellulosenkapsel niemals, die dem Primordialschlauch zu vergleichende Zellmembran nur wenigen thierischen Zellen zukommt. Zu einer thierischen Zelle gehört nur ein Zellleib, ein Kern und ein Kernkörperchen. Der Zellleib besteht aus einer festweichen Masse, welche Eigenbewegung besitzt und in ihrer Beschaffenheit der Leibessubstanz der niedersten Thiere ungemein

ähnelt, „Protoplasma“. Dieses, ob faden-, netz- oder wabenartig gebaut, setzt sich aus einer festen und einer weicheren Masse zusammen, welch' letztere körnige Einschlüsse enthält.

Jedes Wachsthum, jede Neubildung der Organismen geht von den Zellen aus; aus den alten Zellen gehen neue Zellen durch Theilung hervor, und zwar in der Weise, dass zuerst der Zellkern eine Einschnürung zeigt, biscuitförmig wird, diese Einschnürung immer tiefer greift, bis endlich aus einem Kern durch Theilung zwei geworden sind. Alsdann beginnt auch das Zellprotoplasma sich ähnlich einzuschnüren, sich zu „furchen“, und schliesslich gehen aus einer Zelle zwei getrennte, kernhaltige Zellen hervor, von denen nun eine jede ihrerseits einen ähnlichen Theilungsprocess durchmachen kann (sog. directe Kern- oder Zelltheilung). Remak und Virchow gebührt das Verdienst nachgewiesen zu haben, dass stets die neuen Zellen aus alten Zellen hervorgehen, so dass hier die Regel gilt: omnis cellula e cellula.

Neben der eben beschriebenen directen Kerntheilung haben neuere Untersuchungen, unter denen in erster Linie die von Flemming zu nennen sind, einen anderen Modus der Kerntheilung an den verschiedensten normalen und pathologischen Gebilden des Thierreiches und an den Pflanzenzellen erkannt. Der Kern selbst ist ein complicirtes Gebilde, an dem man eine Membran, eine Kerngrundsubstanz und körnige, in die Grundsubstanz eingebettete Gebilde zu unterscheiden hat, von denen die letzteren wegen ihrer hervorragenden Färbbarkeit „Chromatin“ genannt werden. Die Kernmembran scheint eine Art Verbindungsglied zwischen dem Fadenwerk des Protoplasmas und des Kernes darzustellen, das Kernkörperchen eine concentrirte Chromatinschicht zu sein. Das Kerngerüst ändert der Reihe nach seine Gestalt: es geht zunächst in Knäuelform (Spirem), dann in Sternform (Aster), weiter in die Halbtonnen- oder Spindelform (Diaster) und schliesslich in definitive Theilung über; der Kerntheilung folgt das Zellprotoplasma, worauf beide Kerne in den Ruhezustand übergehen. Diese Form der indirecten Kern- oder Zelltheilung bezeichnet man auch wegen der dabei erfolgenden Bewegungen am Kern als Karyokinese oder als Mitose (Fadenbildung).

Die Zellen sind die letzten Elemente, aus denen sich die Gewebe aufbauen. Allein die Gewebe sind nicht ausschliesslich aus Zellen zusammengesetzt. Wie die Cellulosenkapseln der Pflanzenzellen nicht die eigentlichen Zellmembranen vorstellen, sondern nur secundäre Ablagerungen auf den Primordialschlauch des Protoplasma, so können auch auf den Leib der thierischen Zelle Ablagerungen stattfinden, letztere zuweilen gar übermächtig werden, wie dies bei den Bindesubstanzen: Bindegewebe, Knorpel und Knochen thatsächlich der Fall ist. Diese verschieden geformte Substanz zwischen den Zellen, die Intercellularsubstanz, ist als Erzeugniss der Zellen anzusehen; ihre Menge ist in den verschiedenen Geweben sehr variirend, bald sehr spärlich, bald so übermässig

reichlich, dass durch sie die Zellen ganz in den Hintergrund gedrängt werden. Endlich giebt es hoch entwickelte Gewebe, wie die quergestreifte Muskel- und die Nervenfaser, welche ohne weiteres nicht mehr ihren Ursprung aus Zellen erkennen lassen, von denen aber die eingehendere Untersuchung hat nachweisen können, dass jede einzelne Faser einem Complex mehrerer embryonaler Zellen gleichwerthig ist.

Da nun jede einzelne Zelle einem unablässigen Zerfall und Wiederaufbau unterliegt, so werden auch die Organismen als Aggregate von Einzelzellen in einem steten Wechsel der sie zusammensetzenden Stoffe begriffen sein. Diese fortwährende Stoffaufnahme und Stoffabgabe, diese stete Umbildung und Erneuerung der Bestandtheile des Pflanzen- und Thierkörpers, auf denen die Ernährung und das Wachsthum beruht, bezeichnet man als den Stoffwechsel der Organismen. Es ist aber auch der Thierkörper gewisser Leistungen, mehr oder weniger grosser Kraftäusserungen fähig; Thiere vermögen ihre Stellung zu der Umgebung oder die Lage ihrer einzelnen Theile zu verändern, ihre Umgebung d. h. die Aussenwelt zu beeinflussen, hinwiederum aber auch von ihr sich beeinflussen zu lassen. Endlich kommt Thieren wie Pflanzen, wenn sie eine gewisse Stufe der Entwicklung erreicht haben, die Fortpflanzungsfähigkeit zu, das Vermögen sich zu vervielfältigen und die Gattung fortzupflanzen. Von Pflanzen und Thieren lösen sich zellige Gebilde ab, welche selbst sich wieder zu Individuen derselben Art entwickeln; durch diese Generationsfähigkeit ist die Fortdauer der einzelnen Arten gesichert.

Es zerfällt demnach die Physiologie der Thiere in drei Hauptabschnitte: die Lehre vom Stoffwechsel, die Lehre von den Leistungen (neuerdings wohl auch die Lehre vom Kraftwechsel genannt) und die Lehre von der Fortpflanzung der Thiere. Dabei aber sei gleich bemerkt, dass diese drei Theile nicht als von einander unabhängig, als coordinirt anzusehen sind. Vielmehr ist im Stoffwechsel, wie er die Quelle des Wiederaufbaues und der Erneuerung der zu Verlust gehenden Leibessubstanz ist, auch einzig und allein die eigentliche Kraftquelle zu suchen, deren verschiedenartige Aeusserungen sich als Leistungen und Fortpflanzungsvermögen des Organismus darstellen. Die Beweise hiefür sollen später beigebracht werden. Sinkt die Stoffaufnahme und damit die Energie des Stoffwechsels, so vermindert sich auch die Leistungsfähigkeit und das Fortpflanzungsvermögen und erlischt vollends bei längerem Mangel der Stoffzufuhr. Schon hieraus ergiebt sich die hervorragende Bedeutung, die den Stoffwechselprocessen an sich und für das Verständniss der dem Thierkörper eigenthümlichen Leistungen zukommt.

Erster Theil.

Der Stoffwechsel.

Der wesentliche Grundvorgang der gesammten thierischen Lebensprocesse besteht in einem continuirlichen chemischen Umsatz und Verbrauch der die Gewebe und Säfte des Körpers zusammensetzenden Stoffe. Ueberall nun, wo ein Stoffverbrauch stattfindet, muss, wenn er dauernd auf einer bestimmten Höhe erhalten werden soll, für den verbrauchten Stoff fortwährend neuer herangeschafft werden. Man kann sich hiervon an dem Beispiel einer gewöhnlichen Leuchtflamme oder eines Herdfeuers leicht überzeugen. Auf der anderen Seite ist es ebenso nothwendig, dass die verbrauchten Stoffe fortgeschafft werden, also für unser Beispiel: die durch Verbrennen entstehende Kohlensäure, der Rauch, die Asche u. s. w. Damit der Stoffverbrauch ermöglicht ist, muss Stoff zu- und abgeführt werden können, und zwar zu und von jedem Theile des Thierkörpers. Der Weg, auf dem in das Innere der Organe zur Deckung des durch den stetigen Verbrauch entstehenden Deficits neuer zersetzbarer Stoff zugeführt und die für den Körper unbrauchbar gewordenen oder überschüssigen Producte wieder abgeführt und den verschiedenen Ausscheidungsorganen übergeben werden, stellen die Blutgefässe vor. Der eigentliche Vermittler des Stoffwechsels ist das Blut, welches in ein besonderes, gegen die Organparenchyme abgegrenztes, durch den ganzen Körper verzweigtes communicirendes Röhrensystem eingeschlossen, mittels einer Pumpvorrichtung, welche das Herz vorstellt, durch alle Organe hindurch getrieben wird und überall mit diesen durch die dünnen porösen Wandungen der feinsten Blutgefässe in mittelbaren Verkehr tritt. Das Blut ist der Träger aller für den Chemismus der Gewebe erforderlichen Stoffe, so dass diese das Material, dessen sie bedürfen, dem Blute entnehmen und hinwiederum die Abfälle ihrer eigenen chemischen Processe dem Blute überliefern können. Stockt die Blutzufuhr für einige Zeit, so ändert sich der physikalisch-chemische Zustand der Zellen der Organe und

Gewebe, bei vollständiger Erhaltung ihrer äusseren Form, derart, dass letztere nicht mehr ihre Functionen erfüllen und, auch wenn reichlich Blut wiederzugelassen wird, nur selten wieder zur Function gebracht werden können; man nennt dann das Gewebe oder Organ „abgestorben“ oder „physiologisch todt“.

1. Das Blut.

Bei allen Wirbelthieren, den Lanzetfisch (Amphioxus lanceolatus) ausgenommen, sieht das Blut roth aus, ebenso bei Schnecken und Regenwürmern. Bräunlich bis bläulich ist das Blut der Krebse, gelb das vieler Insecten, bei denen auch grünes Blut vorkommt, bei vielen Wirbellosen ist es farblos. Es ist schaumig, klebrig, selbst in dünner Schicht noch undurchsichtig, von salzigem Geschmack, von alkalischer Reaction, besitzt bei den verschiedenen Thiergattungen einen charakteristischen Geruch (Halitus sanguinis) und bei den Säugethieren eine hohe, zwischen 37 und 40°, bei den Vögeln zwischen 41 und 43° C. schwankende Temperatur. Das specifische Gewicht des Blutes vom Menschen beträgt 1,052—1,060 und schwankt bei den Säugethieren zwischen 1,050 und 1,062 (das des Wassers = 1 gesetzt).

Aus der Ader gelassen, verwandelt es sich meist in kurzer Zeit, 2—15 Minuten, in eine elastisch weiche Gallerte, etwa wie erkaltender Leim, man sagt dann: das Blut ist geronnen. Nach kürzerer oder längerer Zeit zeigen sich auf der Oberfläche der gallertartigen rothen Masse gelbliche bis bernsteingelbe Tropfen; diese nehmen an Menge zu, während die geronnene Masse sich zusammenzieht und sich dabei von der Wand des Gefässes ablöst, schliesslich schwimmt das rothe, meist als ein nach oben abgestumpfter Kegel erscheinende Gerinnsel in der gelblichen Flüssigkeit. Das Gerinnsel nennt man den Blutkuchen (Placenta sanguinis) und die von ihm ausgepresste, klare oder etwas trübe, hell- oder dunkelgelb gefärbte Flüssigkeit, Blutwasser oder Blutserum (Liquor sanguinis).

Fängt man Pferdeblut direct aus der Ader in einem auf Eis stehenden hohen und schmalen Cylinderglase auf, so beobachtet man einen ganz anderen Vorgang. Man sieht allmälig die roth erscheinende Blutsäule an Länge abnehmen — Gerinnung tritt in der Kälte nicht ein —, nach einiger Zeit erscheint nur die untere Schicht, etwa bis zur halben Höhe der Säule, dunkelroth und undurchsichtig, aber noch beweglich, während darüber eine klare bernsteingelbe Flüssigkeit ruht. Sieht man genauer zu, so bemerkt man an der Grenze zwischen beiden eine schmale graue undurchsichtige Schicht, die etwa $^1/_{40}$ bis $^1/_{50}$ von der Höhe der ganzen Blutsäule misst. Die darüber ruhende klare gelbe Flüssigkeit, welche etwa die halbe Höhe der ganzen Säule einnimmt, heisst Blutplasma; letzteres kann man durch vorsichtiges Ab-

heben mittels einer Pipette rein gewinnen. Beim normalen Blut vom Menschen, Rind, Schaf, Schwein, Hund und Kaninchen gelingt diese Trennung nicht, nur zuweilen bei dem Aderlassblut in Fällen von Entzündungskrankheiten oder vorgerückter Schwangerschaft. Das Blutplasma hat eine alkalische Reaction und ein specifisches Gewicht von 1,027.

Untersucht man die rothe undurchsichtige, auf dem Boden ruhende Schicht unter dem Mikroskop, so sieht man, dass sie aus dicht gedrängten grünlich-gelben rundlichen Gebilden besteht, die in Haufen aneinander liegen und rothe Blutkörperchen heissen, der „Blutkörperchenbrei"; in der schmalen, grauen, undurchsichtigen Schicht, unmittelbar an der Grenze des Plasma finden sich, wie kurz vorweg genommen werden mag, die weissen oder farblosen Blutzellen; mit beiden Arten von Blutkörperchen werden wir uns noch ausführlicher zu beschäftigen haben. Aus dem eben angestellten Versuch ist zu schliessen, dass das Blut aus einem klaren gelblichen Plasma besteht, in welchem reichlich rothe und spärlicher farblose Blutkörperchen aufgeschwemmt, suspendirt sind. Gelingt es, wie beim Pferdeblut, die Gerinnung durch Kälte fern zu halten oder wenigstens zeitlich hinauszuschieben, so senken sich die dichteren Blutkörperchen zu Boden, es trennt sich das klare gelbe Plasma von den darin aufgeschwemmten Blutkörperchen. Plasma ist also Blut ohne Blutkörperchen.

Nimmt man einen Theil des Plasma aus der Kältemischung heraus und lässt ihn bei Zimmertemperatur in einem Reagensglase stehen, so beobachtet man schon nach kurzer Zeit eine schwerere Beweglichkeit, eine leicht gallertige Beschaffenheit desselben, schliesslich kann man das Reagensglas umkehren, ohne dass der Inhalt herausläuft oder herausfällt. Also gerinnt das Plasma und zwar um so schneller, je höher die Umgebungstemperatur ist. Ueberlässt man die gallertige Masse sich selbst, so sieht man nach Verlauf einiger Zeit auch hier feine gelbliche Tropfen zuerst auf die Oberfläche ausgestossen werden, diese nehmen an Menge zu, dabei löst sich die Gallerte von der Wand ab und schliesslich schwimmt ein weisses fadiges Gerinnsel in der gelben Flüssigkeit, welche nichts anderes als Blutserum ist. Das Plasma besteht also aus dem Blutserum und einem flüssigen, aber gerinnbaren Körper, den man wegen seiner im geronnenen Zustande faserigen Beschaffenheit Blutfaserstoff oder Fibrin nennt. Blutserum ist mithin Blutplasma minus Fibrin.

Im langsam gerinnenden Blut, z. B. im Pferdeblut, spielt sich der Gerinnungsvorgang bei gewöhnlicher Umgebungstemperatur anders ab, als bei 0°; hier haben die Blutkörperchen Zeit, sich aus den obersten Schichten zu senken, so dass die Trennung in Plasma und morphotische Elemente, theilweise wenigstens, erfolgen kann. Tritt dann die Gerinnung ein, so ist der oberste verjüngte Theil des kegelförmigen Blutkuchens von rothen Blutkörperchen fast frei und sieht daher mehr oder weniger farblos oder grau aus,

und diesen obersten grauen Theil des Blutkuchens nannten die alten Aerzte *Speckhaut*, Crusta phlogistica oder inflammatoria, weil sie dieselbe Erscheinung häufig auf dem langsam gerinnenden Aderlassblut von an Entzündungskrankheiten leidenden Menschen sahen, während sie dieselbe beim schneller gerinnenden Blute gesunder Individuen vermissten, wo der Blutkuchen von oben bis unten gesättigt roth erscheint,

Es ergiebt sich danach folgendes Schema:

Blut } Blutkörperchen } Blutkuchen
Plasma } Fibrin[1]
Serum

Wird das aus der Ader gelassene Blut für sich oder besser mit Sand, Glassplittern, Quecksilber geschüttelt oder mit einem Stabe geschlagen, so scheidet sich das Gerinnsel an den Gefässwandungen oder an der Oberfläche des eingeführten Fremdkörpers aus; man kann so das Gerinnsel am Stabe gewinnen. Mit reichlichem Wasser gewaschen, stellt es eine weiche faserige elastische Masse vor, die mit mit dem uns schon als Faserstoff oder Fibrin bekannten Körper identisch ist; das von dem Gerinnsel mittels Filtration durch feine Gaze getrennte Blut, welches „*geschlagenes* oder *defibrinirtes Blut*" heisst, zeigt dann weiter keine Gerinnungserscheinungen. Defibrinirtes Blut ist also Blut minus Faserstoff. Blut vom Menschen, Hund und Kaninchen liefert 0,1 bis 0,4 pCt., Pferdeblut 0,5 pCt. und darüber an (trockenem) Fibrin; bei entzündlichen Krankheiten kann der Gehalt an Fibrin bis auf 1 pCt. steigen.

Die *Schnelligkeit der Blutgerinnung* ist bei den verschiedenen Thieren eine verschiedene; am schnellsten erfolgt die Gerinnung beim Vogelblut: Taubenblut gerinnt so rapide, dass man kurze Zeit nach dem Auffangen das Gefäss umkehren kann, ohne dass etwas herausfliesst. Im Menschenblut beginnt die Gerinnung nach 2—3 Minuten, etwas später nach 4—5 Minuten, beim Hunde- und Kaninchenblut, nach 8 Min. beim Schweine- und Rinderblut, nach ca. 15 Min. beim Pferdeblut. Nach *Boll* gerinnt das Blut des Hühnchens im Ei nicht vor dem 12.—14. Tage der Bebrütung.

Die Gerinnung wird *befördert* einmal durch höhere Umgebungstemperatur, ferner durch den Contact des Blutes mit Fremdkörpern. *Verzögert* oder ganz hinausgeschoben wird die Gerinnung durch niedere Temperaturen, ferner, wie schon *Hewson* (1771) gefunden hat, durch Zusatz kleiner Mengen kaustischer Alkalien oder von kohlensauren Alkalien, oder endlich von neutralen Alkalisalzlösungen, so Natriumsulfat (Glaubersalz), Magnesiumsulfat (Bittersalz), Salpeter, Chlornatrium; bei Zusatz von 1 Volumen concentrirter Glauber- oder Bittersalzlösung zu etwa $3^1/_2$ Volumen

[1]) Streng genommen enthält das flüssige Plasma kein (geronnenes) Fibrin, sondern eine lösliche Substanz, aus der sich erst bei der Gerinnung Fibrin bildet und die man „Fibrinogen" genannt hat (S. 23).

Pferdeblut erhält man daher auch bei höheren Temperaturen sehr schön die Abscheidung des Plasma und der Blutkörperchen. Will man so gewonnenes Plasma zum Gerinnen bringen, so muss man das Salz, welches die Gerinnung hindert, durch Wasserzusatz verdünnen; es gerinnt dann mit verschiedener Schnelligkeit, am schnellsten beim Zusatz der zwei- bis dreifachen Wassermenge, darüber hinaus um so langsamer, je grösser die Wassermenge, je weniger also gerinnungsfähige Substanz im Verhältniss zu dem Volumen des Gemisches vorhanden ist. Die Gerinnung wird ferner verhindert durch Zusatz von oxalsauren Alkalien (zu 0,2 pCt.) oder Fluoriden (zu 1 pCt.), endlich durch Einführung genügender Mengen von Pepton, Seifen oder Blutegelextrakt ins strömende Blut. Auch Zuckerlösungen verzögern die Gerinnung, daher man nach Joh. Müller aus mit 2proc. Zuckerlösung verdünntem Froschblut das Plasma durch Filtriren von den (relativ grossen) Blutkörperchen abscheiden kann; in dem blutkörperfreien Filtrat tritt erst später Gerinnung auf.

Was ist nun die Ursache davon, dass innerhalb der Blutgefässe des lebendes Thieres das Blut nicht gerinnt? Sind doch höhere Temperatur, Contact mit festen Körpern, ständige Bewegung gerade Momente, welche die Gerinnung befördern. Schon Astley Cooper hat den gerinnungshindernden Einfluss lebender Gewebe wahrscheinlich gemacht, doch hat erst Brücke (1857) das gerinnungshemmende Vermögen der Gefässwand erwiesen. Dass der Abschluss der Luft nicht etwa die Gerinnung verhindert, ergiebt sich daraus, dass auch direct aus der Ader über Quecksilber aufgefangenes Blut gerinnt. Schnitt Brücke ein an den abgehenden Gefässstämmen unterbundenes Frosch- oder Schildkrötenherz ab, so dass es mit Blut gefüllt weiter pulsirte, was unter günstigen Verhältnissen noch mehrere (3 bis 7) Tage hindurch geschehen kann, so bleibt das Blut innerhalb des schlagenden Herzens flüssig; sticht man das Herz an, so gerinnt das ausfliessende Blut in kurzer Zeit. Führte Brücke durch die Aorta in das Herz einen Glasstab ein, so gerann das mit diesem in Berührung kommende Blut, und er konnte dann den Glasstab mit dem daran haftenden Gerinnsel herausziehen. Man könnte danach glauben, es möchte die stete Bewegung des Blutes zur Erhaltung seines flüssigen Zustandes erforderlich sein; diese Auffassung wird durch einen im Princip schon von Hewson angegebenen Versuch widerlegt: bindet man beim Hunde ein 6 Ctm. langes Stück einer isolirten Vene so ab, dass in dem ausgeschalteten Gefässstück eine gewisse Menge Blut abgeschlossen ist, so bleibt dieses noch eine Reihe von Stunden hindurch flüssig, gerinnt aber binnen Kurzem, sobald das zwischen den Ligaturen befindliche Gefässstück angeschnitten wird. Es geht also von der lebenden Gefässwand ein Einfluss aus, der die Gerinnung des Blutes verhindert. Innerhalb der Gefässe gerinnt selbst nach dem Tode das Blut langsamer, als das aus der Ader gelassene.

Dies ist der Grund, weshalb man bei Eröffnung des Herzens von Leichen sehr häufig weiche, gallertige Gerinnsel findet, die man früher als „Herzpolypen“ beschrieben hat, welche indess nichts anderes sind, als von Körperchen mehr oder weniger freies geronnenes Plasma; hier hatten in Folge des allmäligen Absterbens der Gefässwand die Blutkörperchen genügende Zeit sich zu senken, wie beim langsam gerinnenden Pferdeblut, und erst dann ist in dem darüber gelagerten Plasma Gerinnung eingetreten. Es handelt sich hier also um langsame Blutgerinnung mit Bildung einer Speckhaut (S. 9). Ebenso wie an der absterbenden Gefässwand und an in die Blutbahn eingeführten fremden Körpern setzen sich an aus pathologischen Gründen entstandenen Rauhigkeiten der inneren Gefässwand, an Kalkablagerungen und Verschwärungen derselben, Gerinnsel an.

Neuerdings hat E. Freund gefunden, dass das Blut flüssig bleibt, wenn es mittels einer gut gefetteten Glasröhre (Canüle) unter Oel oder in mit Vaselin innen ausgestrichene Gefässe aufgefangen wird, dass es ferner auch nicht gerinnt, wenn das so aufgefangene Blut mit einem gut eingeölten Glasstabe geschlagen wird, aber sehr rasch gerinnt, wenn es mit einem uneingefetteten Glasstabe geschlagen oder in ein nicht eingefettetes Auffangegefäss übergefüllt wird. Nach Freund ist es die Adhäsion zwischen dem Blut (bezw. dessen Formelementen, Blutkörperchen) und Fremdkörpern (Staub, krankhafte Veränderungen der inneren Gefässwand), die den Anstoss zur Gerinnung giebt, während das Fehlen der Adhäsion das Blut vor der Gerinnung schützt; infolge der Adhäsion scheinen an den Blutkörperchen, in erster Reihe an den farblosen, gewisse Veränderungen einzutreten, die zur Gerinnung führen (S. 22).

Chemie des Fibrins und der Eiweisskörper. Das Fibrin, der Faserstoff, gehört zu der wichtigsten Classe der den Thierkörper constituirenden Substanzen, zu den Eiweisskörpern oder Proteinstoffen. Diese kommen in allen thierischen Geweben und Flüssigkeiten vor, den Harn, den Schweiss und die Galle ausgenommen; sie bilden die Hauptmasse der festen Stoffe des Protoplasma und damit aller Gewebe und Organe, mit ihrer Hülfe regeneriren sich die Gewebe; sie sind an den Zersetzungsprocessen, die im Thierkörper ablaufen, in erster Linie betheiligt. Sie alle enthalten C, H, O, N, S, einige auch P, und zwar:

C	50,6—54,5	pCt.
H	6,6— 7,3	„
N	15,4—17,6	„
O	19,0—24,0	„
S	0,8— 2,2	„
(P	0,4— 0,9	„)

Doch ist weder ihre chemische Formel, noch ihre Constitution zu ermitteln gelungen, ist es doch nur höchst selten möglich, sie krystallisirt zu erhalten; ja in Folge ihrer ausserordentlichen Veränderlichkeit hat ihre Reindarstellung mit den grössten Schwierigkeiten zu kämpfen. Sie gehören zu den sogenannten colloiden, nicht durch Pergamentpapier hindurchgehenden Körpern, bilden in

Wasser unechte schäumende Lösungen, welche meist mehr oder weniger opalisiren und die Polarisationsebene nach links drehen, sie haben ferner eine (scheinbar) lösliche und eine unlösliche Modification: den Uebergang aus der einen in die andere bezeichnet man als Gerinnung oder Coagulation.

Lösungen von Eiweissstoffen z. B. Hühnereiweiss werden, ausser durch Erhitzen auf ca. 75° C., auch durch sämmtliche Mineralsäuren gefällt, nicht aber durch organische Säuren, die Gerbsäure ausgenommen. Kaustische und kohlensaure Alkalien halten dagegen Eiweiss in Lösung. Ferner wird gelöstes Eiweiss durch Salze schwerer Metalle (Bleiacetat, Quecksilberchlorid) gefällt; auch in essigsaurer Lösung durch Neutralsalze ($NaCl$, Na_2SO_4, $MgSO_4$) und Erhitzen sowie durch Ferrocyankalium, um sich im Ueberschuss des letzteren Fällungsmittels wieder zu lösen, endlich bei Gegenwart freier Mineralsäure (HCl) durch die sog. Alkaloidreagentien (Phosphorwolframsäure, Kaliumquecksilberjodid, Kaliumwismuthjodid). Von organischen Stoffen fällen Eiweiss aus: Alcohol im Ueberschuss und Phenol (Carbolsäure). Ausserdem giebt gelöstes Eiweiss ebenso wie coagulirtes z. B. gekochtes Hühnereiweiss eine Reihe von Farbenreactionen, die von besonderer Schärfe sind. Mit concentrirter Salpetersäure erhitzt, geben sie eine gelbe Farbe (Xanthoproteinsäurereaction), welche durch Uebersättigen mit Ammoniak in Orange übergeht. Bei Zusatz von concentrirter Schwefelsäure nehmen sie je nach der Menge und der dabei entstehenden Temperatur grüne, blaue oder rothe Färbung an. Bei Behandlung mit Rohrzucker (oder Eisessig) und conc. Schwefelsäure färben sie sich schön purpurroth bezw. violett, beim Erwärmen mit Millon's Reagens (Lösung von salpetersaurem Quecksilberoxyd, die etwas salpetrigsaures Quecksilberoxyd enthält) rosa- bis tiefroth, mit kaustischem Alkali und einer Spur Kupfersulfatlösung erhitzt roth-violett, mit conc. Salzsäure werden sie beim Stehen violett oder schön blau. Die Xanthoprotein-, die Millon'sche und die Eisessig-Schwefelsäurereaction benutzt man wegen ihrer Schärfe zum Nachweis von Eiweiss da, wo es sich nur in Spuren vorfindet.

Man bringt die Eiweisskörper je nach ihren chemischen Differenzen am einfachsten in sechs Gruppen unter; nämlich Albumine, Globuline, Albuminate (Acidalbuminate, Alkalialbuminate), Nucleoalbumine, coagulirte Albuminstoffe, endlich die Verdauungsproducte: Albumosen und Peptone. Die Albumine sind in Wasser löslich und gerinnen beim Erhitzen ihrer Lösungen auf 70 bis 75° C. Die Globuline sind in Wasser unlöslich, dagegen löslich in 2 bis 10procentiger Kochsalzlösung und gerinnen beim Erhitzen dieser Lösung. Im Blutserum kommen Globuline neben Albuminen vor, und zwar neben Serumalbumin, ebenso in anderen eiweisshaltigen Flüssigkeiten: Lymphe, Chylus, Bauchspeichel u. A.; ausserdem finden sich Albumine reichlich im Eiweiss der Vogeleier (Eieralbumin). Die Alkalialbuminate, welche aus Eiweissstoffen durch Behandlung mit Aetzalkalien entstehen, sind in Wasser unlöslich und können durch Säuren aus ihren Lösungen ausgefällt werden. Die Acidalbuminate entstehen durch Einwirkung verdünnter Säuren auf Albuminstoffe, sind in Wasser gleichfalls unlöslich (weshalb sie beim Neutralisiren ausfallen) und werden durch

Einwirkung von Aetzalkalien in Alkalialbuminate übergeführt. Die coagulirten Albuminstoffe, zu denen auch das Fibrin gehört, zeigen dieselben Farbenreactionen wie gekochtes Hühnereiweiss; in sehr dünnen Säuren sind sie stark quellbar, aber kaum löslich, von Alkalilaugen werden sie unter Quellung langsam gelöst. Während die Albumine, Globuline, Albuminate und coagulirten Albuminstoffe nur C, H, N, O, S enthalten, schliessen die Nucleoalbumine, welche sich zumeist in zellenreichen Organen oder in aus zerfallenem Protoplasma gebildeten Flüssigkeiten (Milch) finden, auch P im Molecül ein; sie verhalten sich wie Säuren, sind in Wasser und Neutralsalzen fast unlöslich, lösen sich aber leicht auf Zusatz von ein wenig Alkali. Magensaft spaltet aus ihnen den P als Nuclein (S. 22) ab. Ihr hauptsächlicher Vertreter, das Casein, kommt in der Milch aller Thiere vor. Die Albumosen und Peptone werden bei der Lehre von der Verdauung ihren Eigenschaften nach besprochen werden.

Zusammensetzung des Blutserum. Das Blutserum ist bald klar oder nur weisslich trübe, bald hell oder dunkel gefärbt; bernsteingelb bis gelbbraun ist das Serum vom Pferde- oder Rindsblut, hellgelb das vom Menschen und ebenso, häufig nur noch mit einem Stich in's Grünliche das vom Hunde. Zuweilen ist das Blutserum milchig trübe in Folge eines reichlichen Gehaltes an feinstem Fettstaub, was meist auf der Höhe der Verdauung, besonders ausgesprochen bei saugenden Kätzchen und Hunden, der Fall ist, häufig auch im Blute an Zuckerkrankheit leidender Individuen und endlich in dem gemästeter Gänse. Man bezeichnet eine solche Vermehrung des Fettgehaltes im Blute als „Lipaemie". Das specifische Gewicht des Blutserum ist im Mittel 1,028, die Reaction ist deutlich alkalisch, der Geschmack ausgesprochen salzig. Es besteht zu etwa $^9/_{10}$ aus Wasser und nur zu $^1/_{10}$ aus festen Bestandtheilen. Von organischen Stoffen finden sich darin Eiweissstoffe zu 7—8 pCt.; einmal Albumin zu 3—5 pCt., das die Reactionen des Hühnereiweiss, auch die Gerinnbarkeit bei 75° zeigt. Ausserdem ist im Serum zu 1,5—4,0 pCt. ein anderer Eiweisskörper enthalten, das Serumglobulin, welches man aus dem Serum durch Zusatz des mehrfachen Vol. conc. Magnesiumsulfatlösung ausfällen kann. Im Blutserum vom Pferd und Rind überwiegt nach Hammarsten das Globulin, in dem vom Menschen und Kaninchen das Albumin. Ferner finden sich darin Spuren N-haltiger Stoffe, die vom Stoffwechsel der verschiedenen vom Blut durchströmten Gewebe herstammen und die später ausführlicher zu besprechen sein werden, die Zersetzungsproducte des Eiweiss: Harnstoff, Kreatin, Hypoxanthin, Substanzen, die gemeinhin als „Extractivstoffe" zusammengefasst werden; auch kleine Mengen von Fett und fettsauren Alkalien (Seifen), Cholesterin und Lecithin, Zucker (0,15 pCt.) und endlich ein gelber Farbstoff, Lutein.

Die anorganischen Salze sind zu etwa 0,9 pCt. im Serum enthalten, darunter überwiegend die Natriumverbindungen und zwar

Chlornatrium in bemerkenswerther Uebereinstimmung bei allen Säugethieren zu 0,6 pCt., mit geringen quantitativen Unterschieden, ob mit der Nahrung viel oder wenig Chlornatrium zugeführt wird. Kalisalze finden sich im Serum nur in Spuren (zu etwa 0,02 pCt.). Ferner enthält das Serum Natriumcarbonat Na_2CO_3 und Dinatriumphosphat Na_2HPO_4, letzteres nur bei den Carnivoren (Hund, Katze) in einigermassen erheblicher Menge, weniger bei den Omnivoren (Mensch, Affe, Schwein). Im Mittel entspricht der Alkaligehalt einer $^1/_4$proc. Na_2CO_3-Lösung; er ist bei den Herbivoren durchschnittlich grösser als bei den Carnivoren und Omnivoren. $^1/_7$ der Asche des Hunde- und Pferdeblutserum besteht aus Natron. Na_2CO_3 bez. das schwach alkalisch reagirende zweibasische Na_2HPO_4 ertheilen dem Blut die alkalische Reaction. Endlich findet sich im Blutserum etwas Calcium- und Magnesiumphosphat, ausserdem Gase, ein wenig Stickstoff und Sauerstoff, sowie reichlich Kohlensäure, welche bei der Athmung eine wichtige Rolle spielt.

Lutein, mit dem Farbstoff des Eidotters wahrscheinlich identisch, giebt bei der Spectraluntersuchung zwei Absorptionsstreifen im Blau. Nach Hammarsten enthält Pferdeblutserum, nach Setschenow Kälberblutserum in der Norm Gallenfarbstoff oder Bilirubin.

Nach Zuntz ist die Alkalescenz des Blutes unmittelbar nach dem Aderlass stärker, als wenige Minuten später oder nach der Gerinnung; mit der Gerinnung geht Wärmebildung einher.

Rothe Blutkörperchen. In dem gelb gefärbten Plasma sind, wie dies schon Malpighi und besonders Leeuwenhoek (1673) erkannt hat, morphotische Elemente suspendirt, denen das Blut seine rothe Farbe verdankt, sie heissen: rothe Blutkörperchen. Bei Säugethieren sind es kleine abgeplattete rundliche Scheiben, nur beim Kameel, Lama und Alpacca sind sie elliptisch; ebenso sind sie von elliptischer oder längsovaler Form bei allen übrigen Wirbelthieren: Vögel, Reptilien, Amphibien und Fische, mit Ausnahme der Cyclostomen (Lamprete, Neunauge), bei denen runde Blutkörperchen vorkommen.

Die Blutkörperchen der Thiere sind verschieden gross und dick; es haben die von

Elephant und Faulthier	im grössten Durchmesser	$^1/_{110}$—$^1/_{100}$ Mm.
Mensch und Affe . . .	" " "	$^1/_{125}$ "
Hund und Kaninchen .	" " "	$^1/_{140}$ "
Schwein, Rind, Katze .	" " "	$^1/_{170}$ "
Pferd	" " "	$^1/_{180}$ "
Schaf	" " "	$^1/_{260}$ "
Ziege und Meerkatze .	" " "	$^1/_{250}$ "
Moschusthier	" " "	$^1/_{480}$ "

Der Dickendurchmesser beträgt etwa $^1/_{500}$ Mm. Die Blutkörperchen der Taube sind zweimal so gross (gr. Durchm. $^1/_{70}$, kl. Durchm. $^1/_{150}$ Mm.), die des Frosches dreimal (gr. Durchm. $^1/_{45}$, kl. Durchm. $^1/_{60}$ Mm.), die des Olm (Proteus anguineus) achtmal so gross als die des Menschen (gr. Durchm. $^1/_{16}$, kl. Durchm. $^1/_{30}$ Mm.); beim Olm erkennt das unbewaffnete Auge sie schon als

feine Pünktchen. Bei der Schleihe und dem Stöhr beträgt der grosse Durchmesser $^1/_{75}$, der kl. Durchm. $^1/_{100}$ Mm. Die runden Blutkörper der Lamprete (Petromyzon) haben einen Durchmesser von $^1/_{65}$ Mm.

Die rothen Blutkörperchen der Säugethiere enthalten keinen Kern, nur beim Fötus sind sie kernhaltig. Die centrale Schattirung, welche man früher für einen Kern gedeutet, ist nur eine einfache Folge der Lichtbrechung, herrührend von der centralen Einsenkung oder Depression der Scheiben, der sog. „Delle" der Blutkörperchen. Dem entsprechend sieht man, besonders schön, wenn sie unter dem Mikroskop in rollende Bewegung gerathen, dass sie eine Biscuitform haben; die abgeplatteten Scheiben sind am Rande dicker als in der Mitte, sie sind biconcav; man nennt die rothen Blutkörperchen wohl richtiger rothe Blutscheiben. Im durchfallenden Licht erscheinen sie grünlich, in grösserer Anhäufung roth. Die elliptischen Blutkörperchen der Vögel, Amphibien und Fische sind kernhaltig, ebenfalls platt, aber von der Seite gesehen springt beiderseits der Contour des Kerns deutlich hervor. Die Blutkörperchen besitzen keine Membran, sie zeigen auch nur einen einfachen Begrenzungscontour; man stellt sich vor, dass das Blutkörperchen aus einem überaus zarten und feinen, dabei aber sehr dichten, einem Schwamme vergleichbaren, an der Peripherie verdichteten Gerüste besteht, dem sog. Stroma, dessen Maschen von einer rothgefärbten Flüssigkeit erfüllt sind.

Bringt man einen Tropfen Menschenblut unter das Mikroskop, so beobachtet man, dass die Blutkörperchen zu kleineren und grösseren Haufen geldrollenähnliche Aggregate bilden, eine Erscheinung, die man als „geldrollenartige Anordnung" bezeichnet; man sieht letztere auch sehr gut im Hundeblut; diese Aneinanderreihung scheint auf Flächenadhäsion der Blutkörperchen zu beruhen. Man trifft sie auch in dem Blutkörperchenbrei an, der sich bei verzögerter Gerinnung auf dem Boden absetzt. Das Senkungsvermögen ist dadurch bedingt, dass die Blutkörperchen eine grössere Dichte, ein specifisches Gewicht von 1,1 haben, während das des Plasma, in dem sie suspendirt sind, kaum 1,03 beträgt. Die Blutkörpersubstanz ist ausserordentlich elastisch, schlüpfrig, biegsam; stossen die Blutscheiben, wie man dies im Capillarkreislauf sieht, auf Hindernisse, so ändern sie vielfach ihre Gestalt, sie biegen sich, verschmälern sich u. s. w., um dann wieder zu ihrer ursprünglichen Form zurückzukehren.

Die Gestalt und Grösse der Blutkörperchen erleidet durch Einwirkung von Wasser und wasserentziehenden Substanzen bemerkenswerthe Veränderungen. Bei Zusatz von Wasser sieht man die biconcaven Blutscheiben der Säugethiere kugelig aufquellen, die centrale Schattirung verschwindet, die rothe Färbung nimmt ab, die Blutkörperchen werden „ausgelaugt": es tritt Wasser von aussen ein und dafür Farbstoff in das umspülende Wasser aus, schliesslich verschwinden die Blutkörper bis auf die als schwache Schatten erscheinenden Stromata, welche durch Tinction mit einer schwachen Jod-Jodkaliumlösung deutlicher werden. Die elliptischen Blutkörper der Vögel und Kaltblüter ent-

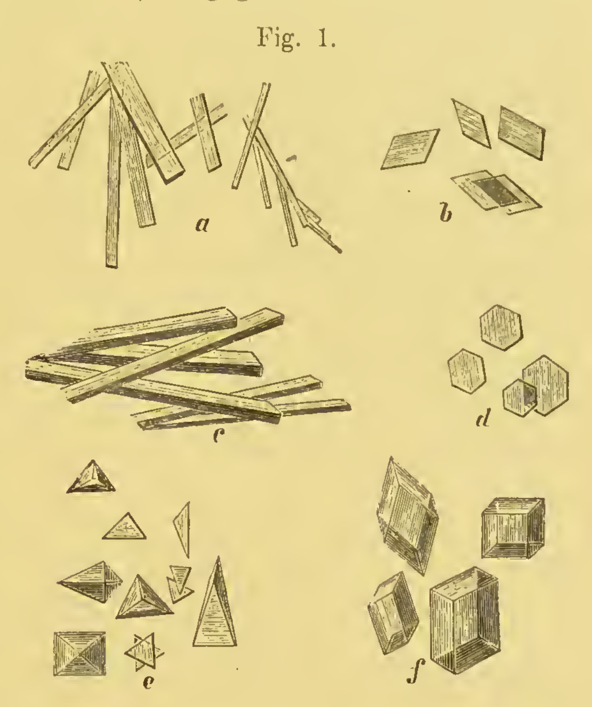
färben sich ebenfalls, nehmen mehr kugelige Form an und ihr Kern erscheint viel deutlicher als zuvor, weiterhin lösen sie sich auf, so dass nur die Kerne übrig bleiben. Durch Zusatz von Kochsalz, Salpeter, Glaubersalz, Zucker und anderen wasserentziehenden Agentien schrumpfen die Blutkörperchen, sie bekommen Spitzen und Zacken auf der ganzen Oberfläche; man spricht in diesem Fall von der „Stern- oder Maulbeerform“ der Blutkörperchen. Nur mittelstarke (4proc.) Lösungen von borsaurem und phosphorsaurem Natron lassen die Blutkörperchen ziemlich unverändert. Ferner werden die Blutkörperchen angegriffen und zerstört durch selbst sehr verdünnte Laugen und Säuren, durch Aether, Chloroform, Galle oder die neutralen Salze der Gallensäuren. Ebenso werden sie zerstört durch elektrische Entladungsschläge, ferner durch wiederholtes Gefrieren und Wiederaufthauen. Auch im circulirenden Blut erfolgt die Zerstörung der Blutkörperchen und die Auflösung des Blutfarbstoffs im umgebenden Plasma, wenn man in das Blut die eben aufgezählten Stoffe in genügender Menge einführt.

Chemie des Blutfarbstoffs. Das Blut erscheint noch in dünnster Schicht roth, undurchsichtig, weil alles Licht von den körperlichen Elementen, den Blutkörperchen, reflectirt wird; es deckt selbst in dünnster Schicht einen weissen Grund, wovon man sich überzeugt, wenn man defibrinirtes Blut über eine Glasplatte fliessen und ablaufen lässt, das normale Blut besitzt also eine „Deckfarbe“. Werden aber die Blutkörper aufgelöst z. B. durch Wasser, Aether, Chloroform, Galle, so dass der Farbstoff aus ihnen heraustritt und in der Zwischenflüssigkeit gelöst wird, so wird das Blut dunkler, weil nun ein grosser Theil des Lichtes durch die rothe Flüssigkeit hindurchgeht, es erscheint in dünner Schicht durchsichtig, transparent; man spricht dann mit Rollett von der „Lackfarbe“ des Blutes. Ist die Temperatur niedrig, so tritt bei der Lösung der Blutkörper beim Pferde-, Hunde- und Meerschweinchenblut, am ehesten, wenn die genügend concentrirte Lösung neutral reagirt, binnen Kurzem eine Ausscheidung schon makroskopisch oder bei schwacher Vergrösserung erkennbarer, rother Krystalle auf, welche aus dem rothen Farbstoff bestehen und früher Blutkrystalle, jetzt Haemoglobinkrystalle (Fig. 1) heissen. Aus Menschen-, Pferde-, Hunde- und Katzenblut erhält man lange vierseitige Prismen, aus Eichhörnchenblut regelmässig sechsseitige Tafeln, aus Meerschweinchen- und Rattenblut Tetraëder (oder Octaëder). Alle diese Krystalle lösen sich schwer in Wasser, dagegen leicht in sehr verdünnten Alkalien. Das Blut vom Menschen, Rind, Kuh, Kalb und Kaninchen liefert nur schwierig, nach Gscheidlen leichter, sobald Fäulniss eingetreten, Haemoglobinkrystalle. Da die Krystalle, wie zuerst Hoppe-Seyler dargethan, stets locker gebundenen Sauerstoff enthalten, eine Thatsache, die, wie wir weiter sehen werden, für den Chemismus der Athmung von fundamentaler Bedeutung ist, so bezeichnet man sie als Oxyhaemoglobinkrystalle.

Das Haemoglobin ist eiweissartiger Natur, es enthält C, H, O, N, S und endlich, was besonders bemerkenswerth, in seinem

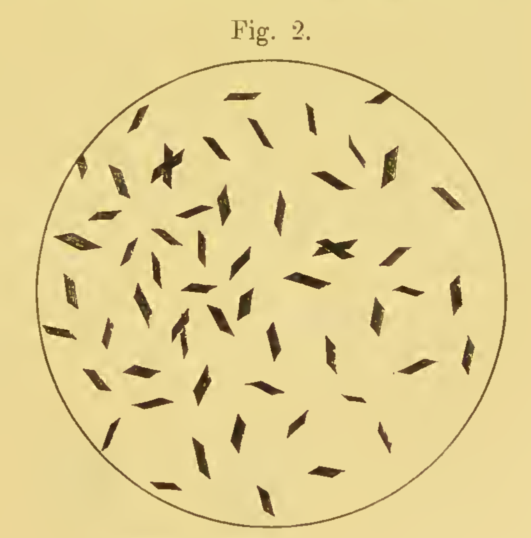
Molekül Eisen in chemischer Bindung, und zwar ist beim Hunde und Pferde in 100 Theilen Haemoglobin 0,43 resp. 0,47 Fe enthalten, so dass auf 233 Theile Haemoglobin im Hundeblut 1 Theil Eisen kommt. Das Haemoglobin ist ein sehr instabler Körper; nur das unter 0° völlig getrocknete Haemoglobin lässt sich ohne Zersetzung bis auf 100° erwärmen, dagegen erhalten sich seine wässerigen Lösungen, der Luft frei ausgesetzt, nur bei sehr niederer Temperatur; schon Temperaturen über 0°, noch schneller Wärme bewirkt bei freiem Zutritt von Luft den Zerfall; um so bemerkenswerther ist, dass das Haemoglobin bei Abschluss der Luft der Fäulniss widersteht. Durch Zusatz von Alcohol, Säuren, Alkalien, Metallsalzen wird es in einen globulinartigen Eiweissstoff und in den eigentlichen Blutfarbstoff, das Haematin, gespalten; solche komplicirt gebaute Eiweisskörper, welche bei der Spaltung einen gewöhnlichen Eiweissstoff und einen Farbstoff liefern, heissen Proteïde. Die rothe Farbe der Haemoglobinlösung geht bei dieser Zerlegung in ein schmutziges Braun über. Das Haematin lässt sich nur in Form eines schwärzlich grauen Pulvers darstellen; es ist im auffallenden Licht glänzend blauschwarz, giebt beim Reiben einen braunen Strich und hinterlässt beim Verbrennen eine Asche, die aus reinem Eisenoxyd besteht.

Fig. 1.



Haemoglobinkrystalle, a und b vom Menschen, c von Katze und Hund, d vom Eichhörnchen, e vom Meerschweinchen, f vom Hamster.

Fig. 2.



Haeminkrystalle (Vergrösserung 150).

Haematin $C_{68}H_{70}N_8Fe_2O_{10}$, zu fast 5 pCt. im Haemoglobin enthalten, ist in Wasser, Alcohol und Aether unlöslich, leicht löslich in Alkalien, schwerer in Eisessig, rauchender Salzsäure und in warmem angesäuerten Alcohol. Seine alkalischen Lösungen erscheinen im durchfallenden Licht granatroth,

in dünnen Schichten olivgrün, die sauren Lösungen braun. Haematin enthält 8,8 pCt. Fe.

Das sicherste und empfindlichste Mittel zum Nachweis des Blutes überhaupt bildet die Darstellung der von Teichmann (1853) entdeckten Haeminkrystalle. Das durch Abschaben des Blutflecks erhaltene trockene Pulver mischt man auf dem Objectträger mit einer Spur Kochsalz und versetzt dann reichlich mit Eisessig (wasserfreie Essigsäure), legt ein Deckglas darauf und verdampft vorsichtig über der Spiritusflamme bei Kochhitze. Der Rückstand zeigt zahlreiche mikroskopische, erst bei starken Vergrösserungen erkennbare, braunrothe bis braunschwarze, ziemlich spitze rhombische Plättchen (Fig. 2). Aus der kleinsten, ältesten Probe Blut, gleichviel auf welchem Stoff der Blutfleck haftet, lassen sich so mikroskopisch Haeminkrystalle gewinnen. Haemin ist salzsaures Haematin, es löst sich in verdünnten Alkalien leicht auf.

Wo das Blut innerhalb des lebenden Körpers (und bei Luftabschluss), sei es physiologisch, wie in den Eierstöcken bei der Menstruation (Corp. lutea), oder pathologisch, aus einem angerissenen Blutgefässe austritt „extravasirt“, wandelt es sich im Laufe der Zeit zu einem, in kleinen schiefen rhombischen Säulen von gelbrother (fuchsgelber) bis rubinrother Farbe krystallisirenden Körper um, Haematoidin von Virchow genannt. Dieser Körper ist eisenfrei; er soll mit dem Gallenfarbstoff, dem Bilirubin, identisch sein.

Das Haemoglobin zeigt nach der Entdeckung von Hoppe-Seyler (1862) und Stokes sehr bemerkenswerthe Spectralerscheinungen. Bringt man eine wässerige Blutlösung so vor das Spectroskop, dass das Licht durch die Blutlösung hindurchgehen muss, bevor es durch den Spalt auf das brechende Prisma einfällt, so sieht man, dass alle Lichtarten des Sonnenspectrums mit Ausnahme des Roth kräftig absorbirt werden. Verdünnt man nun die Blutlösung durch Wasserzusatz mehr und mehr, so wird das ganze Spectrum sichtbar, zugleich sieht man aber zwei dunkle Streifen, zwei schwarze Bänder auftreten, welche Absorptionsstreifen oder -Bänder heissen, und zwar der eine schmälere, scharf abgesetzte im Gelb zunächst der Frauenhofer'schen mit

Fig. 3.



Absorptionsbänder des Oxyhaemoglobin (I) und des reducirten Haemoglobin (II).

D bezeichneten Natriumlinie und ein breiterer, aber etwas verschwommener Streifen im Grün, in der Nähe der Frauenhofer'schen Linie E (Fig. 3, I). Eine Lösung, welche 0,1 g Haemoglobin auf den Liter Wasser enthält (Verdünnung $^1/_{10000}$), lässt bei einer Dicke der Flüssigkeitsschicht von 1 cm die Absorptionsstreifen noch gut erkennen. Diese Streifen kommen dem Oxyhaemoglobin zu, welches Sauerstoff locker gebunden enthält. Lösungen des Oxyhaemoglobin zeigen eine hellrothe, scharlachrothe Farbe. Versetzt man eine Oxyhaemoglobinlösung mit reducirenden Substanzen, z. B. Schwefelammonium oder Stokes'sche Flüssigkeit (ammoniakalische Lösung von weinsaurem Eisenoxydul), welche sich auf Kosten des Sauerstoffs oxydiren, so verschwinden beide Streifen, und statt ihrer tritt in der Mitte der gelbgrünen Spectralzone ein breiterer Absorptionsstreifen auf, es rücken gewissermassen beide Streifen zu einem zusammen (Fig. 3, II). Man nennt diesen Streifen das „Absorptionsband des reducirten Haemoglobin". Lösungen des reducirten Haemoglobin sind „dichroitisch", sie haben eine dunkelrothe, karmoisin- oder kirschrothe Farbe mit einem Stich ins Bläuliche und erscheinen in dünner Schicht grün. Auch bei der Fäulniss des Blutes unter Luftabschluss (im zugeschmolzenen Glasrohr) kommt diese Reduction zu Stande.

Chemie der rothen Blutkörperchen. In den feuchten rothen Blutkörperchen ist Wasser zu fast 60 pCt. enthalten, also relativ wenig im Vergleich mit anderen Geweben und Organen. Von dem rund 40 pCt. betragenden festen Rückstande sind 39 pCt. organische Stoffe, darunter Haemoglobin zu 30 pCt. Ausserdem findet sich darin eine Globulinsubstanz, ferner Lecithin und Cholesterin zusammen zu etwa 1 pCt. Von Aschebestandtheilen trifft man darin vorwiegend Kalium (0,5 pCt.) und Phosphorsäure (0,2 pCt.), ferner Calcium, Magnesium (0,15 pCt.) und Spuren von Chlor an. Natrium ist, wenn überhaupt, gegenüber dem Kalium nur in geringer Menge (zu etwa 0,1 pCt.) in der Asche der Blutkörperchen enthalten. Ebenso überwiegt der Gehalt an Phosphorsäure bei Weitem den an Chlor.

Bei der grossen Bedeutung, die dem Haemoglobin, wie später erhellen wird, für den Chemismus der Athmung zukommt, hat die Kenntniss des Haemoglobingehaltes im Blute ein nicht zu unterschätzendes Interesse. Diese Bestimmung lässt sich entweder durch Vergleichung der Farbe des mit gemessenen Wassermengen verdünnten Blutes mit einer Lösung von bestimmtem Gehalt an Haemoglobin (S. 24) oder durch Feststellung des Eisengehaltes ausführen, da 1 Th. Eisen auf 233 Th. Haemoglobin kommt (S. 17). Das Blut der Männer enthält nach Otto im Mittel 13,8 pCt., das der Weiber nur 12,6 pCt. Haemoglobin. Das Blut der übrigen Säugethiere weicht in seinem Gehalt nicht wesentlich von dem des Menschen ab; nur das vom Schaf, Rind und Kaninchen scheint ärmer an Haemoglobin zu sein, die Werthe erreichen hier 9—13 pCt. Dagegen enthält das Blut der Vögel (Taube, Ente, Huhn, Gans) nach Müller 15,9—17,6 pCt.

Haemoglobin; dieser hohe Haemoglobingehalt steht im Einklang mit der Lebhaftigkeit der Oxydationsprocesse bei den Vögeln. Nach Beobachtungen von Panum, Zuntz und Cohnstein ist der Haemoglobingehalt im Blute der Foeten stets kleiner, dagegen im Blute von Neugeborenen häufig grösser als bei der Mutter, doch schon in den ersten Tagen nach der Geburt sinkt der Gehalt an Blutfarbstoff ebenso wie der an festen Stoffen überhaupt sehr erheblich: so fand Subbotin bei jungen noch saugenden Hunden nur 3,5 pCt. Haemoglobin.

Ueber die Zahl der rothen Blutkörperchen in einem gegebenen Blutvolumen hat zuerst Vierordt (1852) Untersuchungen angestellt, mit denen die späteren von Welcker und nach einer vereinfachten Methode von Malassez, Hayem u. A. ausgeführten Bestimmungen genügend übereinstimmen. Die Methode besteht im Wesentlichen darin, dass ein in ein kalibrirtes Capillarrohr bis zu einer bestimmten Marke aufgesogener und dadurch seinem Volum nach gemessener Blutstropfen ($^1/_{100}$ cm) durch nachgesogenes Blutserum oder eine die Blutkörperchen kaum angreifende Flüssigkeit z. B. 3 proc. Kochsalzlösung in der an das Capillarrohr angeblasenen bauchigen Erweiterung, welche genau 1 cm fasst, auf das 100fache verdünnt und ein seinem Volum nach wieder gemessenes Tröpfchen des also verdünnten Blutes auf die Platte des Objectträgers ausgebreitet und mit Hülfe eines in Quadrate getheilten Glasmikrometers unter dem Mikroskope bei starker (300facher) Vergrösserung gezählt wird. Vierordt und Welcker fanden im Mittel etwa 5 Millionen Blutkörperchen auf den Cubikmillimeter Blut vom Menschen, und zwar bei Frauen etwas weniger, nämlich nur 4,5 Millionen, ferner während der Verdauung nach der Hauptmahlzeit weniger, als während des nüchternen Zustandes. Aehnliche Werthe hat Stöltzing beim Rind, Hund und Kaninchen erhalten. Je kleiner die Blutkörper sind, in desto grösserer Zahl scheinen sie vorhanden zu sein; so sind im Ziegenblut über 10 Millionen Blutkörper im Cubikmillimeter Blut gezählt worden. Die Körperchenzahl im Gesammtblute dürfte für den Menschen (bei 5 Liter Gesammtblut) auf 25, für das Pferd auf rund 100 Billionen zu veranschlagen sein. Innerhalb des ganzen arteriellen Gebietes ist beim Menschen, Hund und Kaninchen die Zahl der Blutkörperchen fast gleich, schwankt dagegen sehr im Blut verschiedener Venen. Ebenso nimmt die Zahl der rothen Blutkörperchen nach wiederholten Aderlässen ab, auch ist sie bei Blutarmuth (Anaemie) und anderen Krankheiten geringer. In frühen Entwicklungsstadien beträgt die Zahl der rothen Blutkörper nach Zuntz und Cohnstein nur $^1/_2$ bis 1 Million in 1 Cmm. Blut.

Neben den rothen Blutkörperchen machen sich in viel geringerer Zahl die farblosen oder weissen Blutzellen, auch Leukocyten genannt, bemerklich. Sie sind kugelrund, von etwa $^1/_{200}$, $^1/_{100}$ und $^1/_{80}$ Millimeter im Durchmesser, also die einen kleiner, andere von gleicher Grösse, wieder andere weit grösser als die

rothen Blutkörperchen des Menschen, sind farblos oder von mattgrauem Aussehen, erscheinen feinkörnig, gleichsam als wären sie mit einem feinen Staub überzogen; sie haben bei allen Säugethieren nahezu die gleichen Grössen. Auf Zusatz von Wasser oder sehr verdünnter Essigsäure schwindet das feinkörnige Aussehen, zugleich treten ein bis drei meist excentrisch gelegene Kerne deutlich hervor: auch an ihnen ist eine Membran nicht nachzuweisen. Vermöge ihrer Klebrigkeit findet man sie im strömenden Blute zumeist der Gefässwand anhaftend. Die weissen Blutzellen besitzen, wie zuerst Lieberkühn beobachtet hat, die Fähigkeit ihre Gestalt zu verändern und eigene Bewegungen auszuführen. Unmittelbar nach ihrer Entfernung aus dem Blutstrom sieht man die farblosen Blutzellen des Frosches feine Fortsätze ausstossen und diese dann abwechselnd wiedereinziehen; zugleich bewegen sie sich dadurch von der Stelle fort, im Innern der Zellen sieht man die Körnchen in lebhaft zitternder Bewegung. Der Zustand, in dem sie rund erscheinen, ist der der Ruhe, bez. des Abgestorbenseins. Auch an den Blutzellen der Säugethiere sieht man analoge Bewegungserscheinungen, wenn man sie nach dem Vorgange von M. Schultze auf Bluttemperatur, also auf ca. 40° C. bringt. In einer Reihe niederer Organismen, der sog. Protoplasmathiere, bei den Amöben, welche den weissen Blutzellen ähnlich, nur um das Vielfache grösser sind, begegnet man ähnlichen Protoplasmabewegungen mit Hilfe Ausstossens und Einziehens von Fortsätzen, daher man diese Bewegungen der weissen Blutzellen auch als „amöboid“ bezeichnet.

Tropft man Milch oder Pigmentkügelchen auf das Objectfeld, so sieht man die weissen Blutzellen, analog den Amöben, Fortsätze ausstrecken, welche die Kügelchen ergreifen, und wieder einziehen; so gelangen die Fett- oder Pigmentkügelchen in den Zellleib: die farblosen Blutzellen „fressen“; sie heissen deshalb „Phagocyten“ (Fresszellen).

Die weissen Blutzellen sind ähnlich den Körperchen, die in der Lymphe, im Schleim und in den Transsudaten vorkommen. In der Lehre von der Entzündung haben sie durch die Entdeckung von Waller und Cohnheim grosse Bedeutung gewonnen, insofern sie es sind, welche vermöge ihrer amöboiden Bewegungen die Gefässwand durchsetzen, „auswandern“ und sich in den Geweben anhäufen: Eiterkörperchen sind zum Theil ausgewanderte weisse Blutzellen.

Die Dichte der weissen Blutzellen ist grösser als die des Plasma, aber kleiner als die der rothen Blutkörperchen; daher senken sich bei gehemmter Gerinnung die rothen Blutkörperchen bis auf den Boden des Auffangegefässes, und darüber lagert eine schmale graue undurchsichtige Schicht, welche fast nur aus weissen Blutzellen besteht (S. 7). In der Regel beträgt diese $^1/_{40}$—$^1/_{50}$ von der Höhe der Blutsäule, ist aber bei allen Zuständen, welche mit Vermehrung der weissen Blutzellen einhergehen, dem entsprechend höher. Die Zählung der farblosen Blutkörper erfolgt nach dem-

selben Princip wie die der rothen (S. 20), nur dass das frische Blut nur mit dem 10fachen Volumen einer $\frac{1}{3}$proc. Essigsäure verdünnt wird, welche die rothen Körperchen zerstört, sodass die weissen schärfer ins Auge fallen. Nach neueren Zählungen kommt im normalen Blut eine weisse Blutzelle auf 500—1000, im Mittel auf 720 rothe Blutkörperchen; ihre Zahl ist bei Frauen geringer, als bei Männern, steigt jedoch während der Schwangerschaft; ebenso wird sie auf der Höhe der Verdauung grösser und im nüchternen Zustande kleiner, zeigt also eine sog. tägliche Periode in Abhängigkeit von der Nahrungsaufnahme. Unmittelbar nachdem das Blut aus der Ader gelassen ist, vollzieht sich, zumal bei mittleren und höheren Temperaturen, infolge der Adhäsion zwischen Blut und Fremdkörpern (Auffangegefäss, Staub [S. 11]) ein Zerfall der weissen Blutzellen oder nach Loewit richtiger ein Austritt von Bestandtheilen aus den Leukocyten in das Plasma, welche sich an dem Gerinnungsprocess wesentlich betheiligen (S. 23).

Bei den Wirbellosen bestehen die morphotischen Elemente des Blutes ausschliesslich aus farblosen Blutzellen; sie sind grösser als bei den Wirbelthieren. Bei den Insecten sind sie in einem gelben, beim Krebs in einem braunen bis bläulichen Plasma aufgeschwemmt. Höchst wahrscheinlich enthalten sie, wie die Protoplasmen, neben Wasser: Eiweissstoffe, etwas Fett (Lecithin), Kohlehydrate (Glycogen) und Salze. Auch Säuren (Milchsäure), wahrscheinlich von der Zersetzung der Kohlehydrate herrührend, sind darin gefunden worden.

Aus den mit ihnen innig verwandten Eiterzellen hat Miescher, und zwar aus der Kernsubstanz (nucleus) einen Stoff dargestellt, das Nuclein, welches ausser C, H, O, N, S auch noch Phosphor, und diesen in beträchtlicher Menge (über 3 pCt.) enthält. In verdünnten Aetz- und kohlensauren Alkalien löslich, wird das Nuclein daraus durch Säuren oder Alcohol niedergeschlagen. Es bildet das eine Spaltprodukt der als Nucleoalbumine (S. 13) bezeichneten Eiweissgruppe; höchst wahrscheinlich enthalten die farblosen Blutzellen ursprünglich Nucleoalbumin, aus dem sich beim Zerfall der Zellen Nuclein abspaltet.

Einen dritten morphotischen Bestandtheil des Blutes hat neuerdings Bizzozero beschrieben, die sog. Blutplättchen, blasse farblose klebrige biconcave Scheibchen, etwa $\frac{1}{3}$—$\frac{1}{4}$ mal so gross als die Leukocyten; sie sind äusserst vergänglich, ändern, aus dem Kreislauf entfernt, sehr bald ihre Gestalt, schrumpfen, zerfallen in kleinere Partikel und lösen sich schliesslich ganz auf. Im geronnenen Blute werden sie, in grösserer Zahl mit einander verklebt, zwischen den Fibrinfäden gefunden. Ihre Bedeutung ist noch streitig.

Chemischer Process der Fibringerinnung. Da das Blutplasma flüssig ist, kann es nicht schon Fibrin enthalten, sondern nur gewissermassen die Muttersubstanz des Fibrin, einen löslichen Stoff, aus dem sich Fibrin bilden kann, und diesen Stoff

hat Alexander Schmidt (1861), der sich um die Frage der Blutgerinnung wesentliche Verdienste erworben hat, Fibrinogen genannt und ihn als eine Globulinsubstanz erkannt. Das Fibrinogen wird aus dem Plasma durch Zusatz des mehrfachen Vol. conc. Magnesiumsulfatlösung ausgefällt, ist unlöslich in Wasser und in concentrirten Salzlösungen, löslich in 5—10 procentiger Kochsalzlösung, ebenso in sehr verdünnten Aetz- und kohlensauren Alkalien. Schmidt hat nun gefunden, dass viele pathologische Flüssigkeiten, so die Transsudate seröser Höhlen (Brust- und Bauchhöhlenflüssigkeit), welche auch Globulinsubstanz enthalten und sich selbst überlassen nicht gerinnen (ausser bei der Temperatur des coagulirenden Eiweiss, ca. 75° C.), bald schneller, bald langsamer zur Gerinnung gebracht werden, sobald man ihnen einen Tropfen frischen oder defibrinirten Blutes oder einige Tropfen der aus frisch geronnenem Blute ausgepressten Flüssigkeit hinzufügt. Da nun in jenen Flüssigkeiten, ebenso wie im Blutplasma Fibrinogen nachweisbar ist, so nahm Schmidt an, dass das defibrinirte Blut oder die aus dem Gerinnsel ausgepresste Flüssigkeit, durch welche das Plasma in gleicher Weise wie jene Flüssigkeiten zur Gerinnung gebracht wird, einen anderen Eiweisskörper enthalte, der mit dem Fibrinogen zusammen das Fibrin liefert, und nannte diesen anderen ebenfalls globulinartigen Eiweissstoff „fibrinoplastische Substanz"; letztere ist höchst wahrscheinlich mit dem Serumglobulin (S. 13) identisch. Die Vereinigung beider wird erst durch einen Gährungserreger oder ein Ferment vermittelt: das „Fibrinferment". Beide, die fibrinoplastische Substanz und das Ferment, werden aus den Leukocyten frei und treten in das Plasma über, wofern das aus der Ader gelassene Blut nicht rasch abgekühlt und auf 0° erhalten wird. (S. 22). Hammarsten hat weiter dargethan, dass es der fibrinoplastischen Substanz nicht zur Gerinnung bedarf und dass dieselbe durch lösliche Kalksalze vollständig ersetzt werden kann, sodass also nur Fibrinogen, Fibrinferment und lösliche Kalksalze zur Fibrinbildung erforderlich sind. Fällt man die Kalksalze in dem aus der Ader fliessenden Blut durch Zusatz von Natriumoxalat (1/4 pCt.) aus, so ist, wie Arthus und Pagès gefunden haben, das Blut unfähig zu gerinnen, dagegen tritt binnen Kurzem typische Gerinnung ein, wenn man zu dem flüssigen Oxalatblut ein wenig Chlorcalciumlösung hinzusetzt. Pekelharing und Lilienfeld haben es höchst wahrscheinlich gemacht, dass das beim Zerfall der farblosen Blutzellen sich abspaltende Nuclein (S. 22) aus Fibrinogen eine Substanz erzeugt, die an sich nicht gerinnt, dagegen auf Zusatz von Kalksalzen typisches Fibrin liefert.

Quantitative Zusammensetzung des Blutes. Das Blut besteht rund zu 2/3 seines Gewichtes aus Plasma und zu 1/3 aus Blutkörperchen. Die Analysen des Menschen-, Pferde- und Hundeblutes von Hoppe-Seyler, die des Rinderblutes von Bunge haben folgendes ergeben:

In 100 Th. Blut	Mensch	Hund	Pferd	Rind
Blutkörperchen	32,1	35,7	33,5	31,9
Feste Stoffe . . .	13,6	15,4	13,3	12,8
Wasser	18,5	20,3	20,2	19,1
Plasma	67,9	64,3	66,5	68,1
Feste Stoffe . . .	6,1	5,6	6,5	5,9
Wasser	61,8	58,7	60,0	62,2

100 Theile Plasma vom Pferdeblut enthalten:

Wasser	90,8
Feste Stoffe	9,2
Fibrin	0,4
Eiweiss	7,5
Fett	0,1
Extractivstoffe	0,4
Salze	0,8

Becquerel und Rodier fanden, als Mittel aus 19 (nach Hoppe-Seyler umgerechneten) Analysen für das Menschenblut:

In 100 Theilen	Männer	Weiber
Wasser	77,8	79,0
Feste Stoffe	22,2	21,0
Fibrin	0,2	0,2
Haemoglobin	13,8	12,6
Eiweissstoffe	7,2	7,2
Fett	0,1	0,1
Extractivstoffe und Salze . .	0,9	0,9

Absolute Blutmenge der Thiere. Die Blutmenge, welche in einem Thiere enthalten ist, lässt sich nach Welcker's Vorgang ziemlich scharf ermitteln dadurch, dass man zunächst das aus den Blutgefässen ausfliessende Blut auffängt, dann die einzelnen Organe zerhackt und so lange mit Wasser oder mit 0,6 proc. Kochsalzlösung extrahirt, als diese noch rothe Färbung annimmt, die gesammte Blutmenge incl. der wässerigen Auszüge vereinigt; und nun durch Farbenvergleich, ähnlich wie bei der Bestimmung des Haemoglobingehaltes (S. 19), ausprobt, wieviel Wasser zu 1 Ccm. des originären, zuerst ausgeflossenen Blutes gesetzt werden muss, um Gleichheit der Färbung mit der Gesammtmischung von Blut und Waschwässern zu erreichen. Um den Vergleich mit einer gleich dicken Flüssigkeitsschicht ausführen zu können, bedient man sich der von Hoppe-Seyler angegebenen Haematinometer, kleiner planparallelen Glasgefässe, die ein inneres Lumen von 1 Ctm. haben. Durch Division des Gesammtvolumens mit dem Volumen der durch

Wasserzusatz gleich stark gefärbten Probemischung erhält man die Gesammtblutmenge. Bei der Reduction des Blutgewichtes auf das Körpergewicht ist von letzterem der Inhalt des Darmkanals als wechselnder Factor in Abzug zu bringen. Solche Bestimmungen sind von Welcker, Heidenhain, Panum u. A. ausgeführt worden und haben folgende Mittelwerthe ergeben: es beträgt die Blutmenge beim Menschen und Hunde $^1/_{13}$, bei der Katze $^1/_{14}$, beim Pferd $^1/_{15}$, beim Kaninchen und Meerschweinchen $^1/_{19}$, bei der Taube $^1/_{16}$, beim Huhn $^1/_{12}$, beim Frosch $^1/_{17}$ des Körpergewichtes. Bei einem neugeborenen Kinde fand Welcker nur $^1/_{19}$, Steinberg bei ganz jungen Hunden nur $^1/_{17}$, bei jungen Katzen nur $^1/_{18}$ des Körpergewichtes an Blut. In der späteren Zeit der Trächtigkeit steigt bei Hunden die Blutmenge des Mutterthieres auf über $^1/_{10}$ des Körpergewichtes an. Im Hungerzustande nimmt nach Panum die Blutmenge nur langsam ab.

Von theoretischer wie praktischer Wichtigkeit ist die Veränderung des Blutes durch Blutverluste. Bei einem nicht unerheblichen Aderlass zeigen schon die zuletzt ausfliessenden Blutportionen eine andere Zusammensetzung als die zuerst entnommenen. Durch den Aderlass nimmt der Gehalt des rückständigen Blutes an rothen Blutkörperchen um so mehr ab, sein Gehalt an Wasser um so mehr zu, je grösser die Menge des aus der Ader gelassenen Blutes gewesen ist. Verhältnissmässig schnell wird bei sonst gesunden Menschen und Thieren und bei guter Ernährung ein selbst erheblicher Blutverlust ersetzt. Tolmatscheff hat einem Hunde von 11,5 Kgrm. innerhalb 71 Tagen und zwar in Zwischenräumen von 10—18 Tagen so viel Blut entzogen, als seine Blutmenge zu Anfang des Versuches betragen haben konnte, nämlich 0,87 Kgrm. = $^1/_{13}$ des Körpergewichtes. Ja das Körpergewicht und der Haemoglobingehalt des Blutes stieg in den Intervallen zwischen den ersten 3—4 Aderlässen noch an, obwohl die Nahrung dieselbe blieb. Daraus geht hervor, dass der Hund in 71 Tagen ziemlich so viel Blutkörperchen neugebildet hat, als er überhaupt davon besessen hatte. Nach Entziehung von $^1/_7$ des Gesammtblutes von Hunden fand Buntzen schon nach 7 Tagen, nach Entziehung von $^4/_7$ des Gesammtblutes erst nach 34 Tagen die Blutkörperchen wieder vollzählig. Pferden will man ohne Nachtheil innerhalb 8 Tagen bis zu 25 Kgrm. Blut entzogen haben.

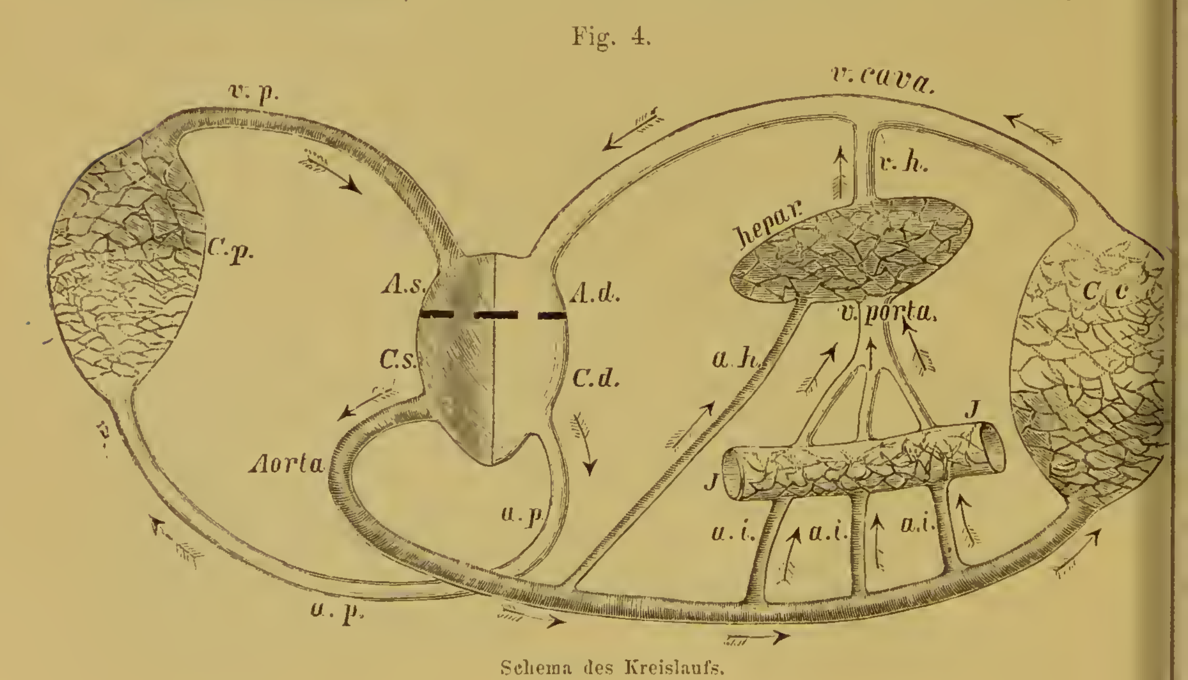
Auf Grund zahlreicher Erfahrungen scheint es festzustehen, dass die Transfusion, die Ueberleitung des defibrinirten Blutes von einem Individuum in die Venen oder Arterien eines anderen derselben Species bei durch erschöpfende Blutverluste auf's Aeusserste heruntergekommenen Menschen oder Thieren lebensrettend wirken kann. Die übergeleiteten rothen Blutkörperchen bleiben auch in der neuen Blutbahn functionsfähig. Milne-Edwards und Landois haben auch gezeigt, dass dasselbe der Fall ist, wenn man Blut von einem Thiere einem anderen von derselben Gattung, aber einer anderen Species in die Adern überleitet; so können Pferd und

Esel, Hund und Fuchs, Hase und Kaninchen ihr Blut ohne Nachtheil bei reichlicher Transfusion gegen einander austauschen. Dagegen kann das Blut von einem Thiere z. B. Kaninchen oder Schaf das Blut einer anderen Gattung z. B. Hund nicht nur nicht ersetzen, vielmehr zerfällt es innerhalb der neuen Blutbahn. Es wird also fremdes Blut in den Adern eines Thieres stets zerlegt, sobald es nicht von derselben oder einer sehr nahe stehenden Species herrührt, und dieser Zerfall der Blutkörperchen giebt zu einer Reihe von functionellen Störungen Veranlassung (Ausscheidung von Blut- und Gallenfarbstoff durch den Harn, Athmungsbeschwerden u. A.), die um so erheblicher sind, ja das Leben des Thieres bedrohen können, je grösser die Quantität des eingeführten fremden Blutes gewesen ist. Seitdem man nun erkannt, dass die nächste Gefahr erschöpfender Blutverluste zumeist auf der so geringen Füllung des Gefässsystems beruht, hat man mit Erfolg Infusion von $^3/_4$ proc. Kochsalzlösung in die Venen der Transfusion defibrinirten Blutes substituirt; gelegentlich des Blutdrucks wird hierauf noch zurückzukommen sein.

2. Die Bewegung oder Circulation des Blutes.

Das Blut als Träger aller für den Stoffwechsel und die Ernährung der Gewebe erforderlichen Stoffe muss, um dieser Aufgabe zu genügen, innerhalb des Röhrensystems, in dem es, gegen die Gewebe allseitig abgegrenzt, eingeschlossen ist, zu allen Organen gelangen können; es muss also eine stetige Bewegung des Blutes unterhalten werden, und diese wird ermöglicht durch eine Pump-

Fig. 4.



Schema des Kreislaufs.

vorrichtung, das Herz. Von einem sehr frühen Zeitpunkte der Fötalperiode der Thiere, beim Menschen etwa von der dritten Woche, beim Hühnchen schon vom 3. Tage ab, bis zum Lebensende geht die Thätigkeit dieses Pumpwerkes stetig und unablässig vor sich. Das gesammte Röhrensystem der Blutgefässe nimmt vom Herzen als dem Centrum der Blutbewegung seinen Ausgang und kehrt eben dahin wieder zurück. Die Blutgefässe bilden demnach ein in sich zurücklaufendes, geschlossenes sog. communicirendes Röhrensystem. Vom Herzen wird das Blut durch Gefässe, Arterien genannt, nach der Peripherie geleitet und kehrt von dort durch andere Gefässe, die Venen, wieder zum Herzen zurück; stets erfolgt die Bewegung des Blutes in derselben Richtung vom Herzen nach den Arterien und von den Venen wieder zum Herzen zurück. Zwischen die Endausbreitungen der Arterien und die Anfänge der Venen ist ein Netz feinster, nur mikroskopisch erkennbarer Röhrchen eingeschaltet, das sog. Capillarsystem. Die Entdeckung des Blutkreislaufes (Fig. 4), wie man diese Form der Bewegung nennt, ist das grosse Verdienst William Harvey's (1628).

Mechanik des Herzens.

Das Herz besteht bei Säugethieren und Vögeln aus vier Höhlen, zwei Vorkammern, Atrien und zwei Kammern, Ventrikel, bei den Amphibien aus zwei Vorkammern und einer Kammer, bei den Fischen aus einer Vorkammer, einer Kammer (und aus dieser entspringenden Aortenanschwellung). Man unterscheidet die beiden Vorkammern als die rechte und die linke und ebenso die beiden Ventrikel. Es stehen miteinander in directer Verbindung nur die rechte Vorkammer mit der rechten Kammer und ebenso die linke Vorkammer mit der linken Kammer durch grosse Oeffnungen, welche die Ostia venosa heissen. Bei den Säugethieren ist, entsprechend der Trennung des Herzens in eine linke und eine rechte Hälfte, auch der Kreislauf gewissermassen in zwei Hälften zerlegt: in den grösseren oder Körperkreislauf und in den kleineren oder Lungenkreislauf (Fig. 4). Von der linken Herzkammer (C. s.) ausgehend, tragen die Arterien, die Aorta und deren Verzweigungen das Blut nach dem gesammten Körper (C. c.) (die Lungen ausgenommen); durch ein Venenpaar, die Hohlvenen (v. cava), kehrt das Körperblut zur rechten Vorkammer (A. d.) zurück. Von dieser gelangt es in die rechte Kammer (C. d.), wird von da durch die Lungenarterie (A. p.) in die Lungen getrieben, durchsetzt dort das Capillarnetz (C. p.) und kehrt durch die Lungenvenen (v. p.) zum linken Vorhof (A. s.) zurück, um von dort durch die linke Kammer (C. s.) wieder in den Körperkreislauf getrieben zu werden. So werden gewissermassen die beiden zwischen ihren Enden noch offenen Halbringe des Kreises durch das Herz zu einem Ring geschlossen. Jedes Bluttheilchen, das aus dem Körperkreislauf zum Herzen zurückkehrt, muss, bevor es von Neuem

in den Körperkreislauf gelangt, die Lungen passiren. Man kann daher auch den Lungenkreislauf als zwischen Ende und Anfang des Körperkreislaufes eingeschaltet auffassen.

Der Körperkreislauf besitzt noch gewissermassen eine Nebenschliessung in Form des sog. Pfortaderkreislaufes. Die den Magen, Darm und die Milz versorgenden Arterien a. i. (Art. coeliaca, meseraica sup. und inf.) bilden Capillaren (in der Fig. 4 auf dem Segment des Darmes J angedeutet), aus denen drei Venenstämme hervorgehen, die Vv. gastricae, meseraicae und lienalis, welche sich zur V. portae sammeln. Diese löst sich, vereint mit der Art. hepatica (a. h.), in der Leber (hepar) von Neuem in ein Capillarsystem auf, aus dem die Vv. hepaticae (v. h.) hervorgehen, welche in die V. cava inf. einmünden.

Bau des Herzens. Die Kammern und die Vorkammern haben eine Wand gemeinsam, nämlich die, mit welcher sie aneinander stossen, das Septum, die Scheidewand zwischen den Kammern resp. Vorkammern. In der Kammer hat die Scheidewand einen gewölbten Verlauf, sie kehrt ihre Convexität der rechten und ihre Concavität der linken Herzkammer zu, daher die linke Kammerhöhle auf einem der Herzbasis parallel geführten Querschnitt eine mehr runde oder elliptische, die rechte eine mondsichelförmige Gestalt besitzt. Die Wand der rechten Kammer ist höchstens halb so dick als die der linken Kammer. Das Herz ist ein muskulöses Hohlorgan, seine Wandungen werden von quergestreiften Muskelfasern gebildet. Wie jedem anderen Muskel kommt dem Herzmuskel Contractilität zu, d. h. das Vermögen, sich auf gewisse Einwirkungen zu verkürzen und zwar schnell und zugleich in der ganzen Zahl seiner Muskelfasern.

Die Muskelfasern des Herzens haben die Eigenthümlichkeit, dass die sie zusammensetzenden Fäden viel dünner als die sonst vorkommenden sind, dass sie des Sarcolemm, der elastischen röhrenförmigen Hülle, welche den contractilen Inhalt umschliesst, entbehren, dass ferner die Muskelkerne innerhalb der contractilen Substanz liegen und dass endlich die Muskelfäden vielfach sich verzweigen und miteinander anastomosiren. Auch sind die Muskelfäden nicht durch Bindegewebsscheiden zu primären, secundären etc. Bündeln zusammengefasst, vielmehr füllt die zwischen den verzweigten Muskelfäden übrigbleibenden Lücken ein lockeres Bindegewebe aus, durch welches die an feinen elastischen Fasern reichen Grundlagen des Epi- und Endocards mit einander zusammenhängen; die beiden letzteren sind nach der Herzbeutel- bezw. Ventrikelhöhle mit einer einfachen Schicht von Plattenepithel bekleidet.

Das Herz der Säugethiere enthält zwei von einander vollständig geschiedene Systeme von Muskelfasern, eins für die Vorkammern und eins für die Kammern, welche von einander durch die Faserringe, die Annuli fibrosi, welche die Ostia venosa umgeben, getrennt sind. In den Faserringen findet sich beim Pferd Faserknorpel, bei den Wiederkäuern sogar Verknöcherungen. Die Muskulatur der Vorkammern ist im Allgemeinen in zwei Schichten angeordnet,

deren Fasern sich rechtwinklig kreuzen, einer äusseren dem Faserring fast parallel laufenden und einer inneren senkrecht darauf stehenden, bogenförmig nach oben verlaufenden, welche also gewissermassen das Dach der Vorkammern bilden hilft; ein Theil dieser Fasern verläuft um beide Vorkammern gemeinschaftlich, bildet einfache Schleifen und doppelte (8förmige) Schleifen, sog. Achtertouren. Ausserdem setzt sich die Muskulatur an den Einmündungsstellen der grossen Venen, der Hohlvenen und besonders der Lungenvenen, eine Strecke weit auf die Venenstämme fort. Die Muskulatur der Ventrikel bilden hauptsächlich kreisförmige Fasern, welche sich in allen Richtungen kreuzen. Der linke Ventrikel allein hat eine selbständige Muskulatur; die des rechten ist zum Theil dem linken entlehnt. Man kann nach C. Ludwig hier zwei Hauptsysteme von Muskelfasern unterscheiden: die eine Fasergruppe vom äusseren Rand eines Faserringes ausgehend verläuft zunächst auf der Oberfläche bis hinunter zur Herzspitze, biegt hier um, gelangt zur Innenfläche und steigt nun in den Fleischbalken empor bis zum inneren Rand des Faserringes, sodass Anfang und Ende mehr oder weniger diametral gegenüberliegen. Hier kommt noch die Abweichung vor, dass ein Theil dieser Fasern da, wo sie umbiegen und sich durch die Dicke der Herzspitze nach innen wenden, eine kurze Schleife bilden und dann an der Innenfläche in den Papillarmuskeln enden, sodass der Innenschenkel dieser Fasern nur etwa halb so lang ist, als der Aussenschenkel. Zwischen dem äusseren und inneren Schenkel dieser sog. Hauptmuskulatur liegt die Nebenmuskulatur; sie verläuft in einer Doppelschleife, in sog. Achtertouren herum, sodass Ursprung und Ende auf der Aussenfläche des Herzens einander sehr nahe liegen. Ziehen diese einander mannichfach durchkreuzenden und die Herzwand nach allen Richtungen hin umschnürenden Fasern sich gleichzeitig zusammen, so wird dadurch der Hohlraum des Herzens verengt, fast zum Verschwinden gebracht.

Herzschlag. Am freigelegten Froschherzen sieht man zuerst die Vorkammern, alsdann die Kammer sich zusammenziehen, es folgt eine kurze Pause, während deren alle Herztheile erschlafft, in Ruhe sind und mit Blut gefüllt werden, dann beginnt wieder die Contraction der Vorkammern, hernach der Kammer, auf welche die Pause folgt, und so spielt sich der Vorgang continuirlich in derselben Reihenfolge ab. Der Act der Zusammenziehung heisst Systole; er giebt sich kund durch eine dabei eintretende Verkleinerung des Volumens und das Erblassen des betreffenden, während der vorhergegangenen Erschlaffung, der Diastole, strotzend gefüllten Herzabschnittes. Die Contraction des Herzens ist in der Norm immer eine maximale, indem sowohl der Vorhof als die Kammern bei ihrer Systole fast alles in ihnen enthaltene Blut austreiben; die Contraction erstreckt sich über die sämmtlichen Muskelfasern eines Herzabschnittes, sie ist also auch total. Während aber die Systole der Kammern gleichzeitig die ganze Kammer-

muskulatur erfasst, beginnt die Systole der Atrien an der Einmündungsstelle der grossen Venen und pflanzt sich von da schnell, aber nicht momentan bis zur Atrioventriculargrenze fort. Mit der Systole der Kammern beginnt fast gleichzeitig die Diastole der Vorkammern und dauert so lange, dass ihr Ende noch mit dem Anfang der unmittelbar folgenden Kammerdiastole zusammenfällt, und diesen kurzen Zeitabschnitt, wo sowohl Vorkammern als Kammern in Ruhe sind, nennt man die Herzpause, welche mit Beginn der neuen Vorkammersystole endigt. Den einmaligen Ablauf von Systole der Vorkammern, der Herzkammern und der Pause bezeichnet man als Herzschlag oder Pulsation. An beiden Vorkammern gehen ebenso wie an beiden Kammern die Erscheinungen stets parallel und gleichzeitig, synchronisch vor sich: es contrahiren sich also gleichzeitig beide Vorkammern resp. Kammern und ebenso gehen beide gleichzeitig in Erschlaffung über. Dagegen erfolgt die Thätigkeit der Vorkammern und der Kammern abwechselnd, alternirend. Die Ordnung, in welcher die verschiedenen Zustände an den einzelnen Herzabtheilungen folgen, nennt man den Rhythmus der Herzthätigkeit. Wir kommen hierauf noch bei der Selbstregistrirung der Herzthätigkeit zurück (S. 40, Fig. 8).

Erst kurz vor dem definitiven Erlöschen der Herzthätigkeit (unmittelbar vor dem Tode) hört der Rhythmus auf: es erfolgen häufig mehrere Vorkammersystolen, denen sich nur hin und wieder eine, nicht selten unvollständige Kammersystole anschliesst. Die rechte Vorkammer schlägt länger als die linke, am längsten das rechte Herzohr, das daher auch als das zuletzt sterbende (ultimum moriens) bezeichnet wird.

Die Systole entspricht nach Kronecker einer einfachen, aber zeitlich sehr verlängerten Zuckung; die Dauer der systolischen Muskelzusammenziehung ist vielmals (bis 10mal) länger als die Zuckungsdauer eines Skeletmuskels.

Die Herzpumpe und deren Ventile. Das Herz ist einem Pumpwerk vergleichbar, dessen Druck- und Saugwirkungen die Bewegung des Blutes bedingen. Wie bei der Saug- und Druckpumpe infolge jeder Aufwärtsbewegung des Pumpkolbens sich das untere Ventil (Bodenventil) öffnet und das Wasser in die Höhe dringen lässt, während das im Kolben selbst oder im sog. Steigrohr angebrachte Ventil sich schliesst, und umgekehrt bei jedem Niedergange des Kolbens das Bodenventil sich schliesst und durch das Kolbenventil, das sich nun öffnet, ein Flüssigkeitsquantum ausgetrieben wird, ebenso saugt jeder Herztheil bei seinem Uebergang in Erschlaffung Blut ein, um es bei der nachfolgenden Systole fortzutreiben. Dass die Bewegung des Blutes durch das Herz stets nur in einer Richtung erfolgen kann, in der Richtung von den Vorkammern nach den Kammern und von diesen nach den Arterien, ist durch Ventile ermöglicht, den Klappenapparat des Herzens. Das Endocard bildet rings um das Ostium venosum herum eine Falte, eine Duplicatur, zwischen deren beiden Schichten sich noch Faserzüge aus dem fibrösen Ring zur Unterstützung und Verstärkung

einschieben. Diese nach abwärts in den Ventrikel kegelförmig hineinragende Ringmembran ist nun fast ihrer ganzen Länge nach mehrfach gespalten, sodass Zipfel entstehen und zwar im rechten Herzen drei, daher die Bezeichnung: Valvula tricuspidalis, im linken Herzen zwei Zipfel: Valvula bicuspidalis (mitralis). Damit diese Klappenzipfel nicht bei der Contraction der Kammern umschlagen können, sind die freien Ränder der Zipfel an die von den Papillarmuskeln abgehenden Sehnenfäden, Chordae tendineae, geheftet; weil sie ebenso, wie das freie Ende des Segeltuches durch Taue, befestigt sind, heissen diese Klappen nach E. H. Weber „Segelventile“. Zieht sich die Kammer zusammen, so hebt sich die Herzspitze den fibrösen Ringen der Ostia venosa entgegen, und es würden, wenn die Sehnenfäden dieselbe Länge behielten, wie z. B. wofern sie direct am Endocard befestigt wären, sich die Tricuspidal- oder Mitralsegel tief in die Vorkammern hineinwölben können. Nun contrahiren sich aber gleichzeitig auch die Papillarmuskeln der Kammer, aber in entgegengesetzter Richtung als die übrige Herzwand, sodass sie zu ganz flachen Warzen werden; dadurch bleiben die Klappen vermöge der an ihnen und den Papillarmuskeln anhaftenden Sehnenfäden gespannt. Zur grösseren Sicherheit des Verschlusses gehen secundäre Sehnenfäden zu Punkten der unteren, der Innenwand des Ventrikels zugewandten Klappenfläche und ferner Sehnenfäden von einem Papillarmuskel zu zwei Zipfeln; so werden beim Spannen der Sehnenfäden die einander zugewandten Zipfelflächen fester an einander gedrückt. Contrahiren sich die Vorkammern und erhöhen damit den Druck auf das in ihnen eingeschlossene Blut, so sucht dieses durch die freien Oeffnungen, die Einmündungen der grossen Venen (Hohl- resp. Lungenvenen) und das Ostium venosum auszuweichen. Wie erwähnt, geht aber an den Einmündungsstellen der grossen Venen die Vorhofsmuskulatur noch eine Strecke weit auf die Venenstämme fort (S. 29). Da nun die Verkürzung der Vorkammern an der Einmündungsstelle der grossen Venen beginnt, so sind während der Systole dieser die Venenmündungen so gut wie verschlossen, daher der Abfluss des Blutes in die grossen Venen ebenso wie der Zufluss aus denselben gehemmt ist. Somit kann das Blut nur durch das Ostium venosum in die Kammerhöhle eintreten. Es wird in die Kammerhöhle gepresst, so lange die Contraction der Vorkammern dauert. Folgt nun die Kammersystole und wird dadurch der Druck auf das Kammerblut gesteigert, so sucht dieses dahin auszuweichen, wo ein niederer Druck herrscht, also nach den Vorkammern und arteriellen Ostien, hebt die Klappenzipfel empor, bläht sie „segelartig auf, „stellt sie“ und presst sie so aufs Genaueste gegen einander, dass gleich nach Beginn der Kammersystole kein Tropfen Blut nach der Vorkammer zurückkehren kann. Es bleibt daher dem Blute nur der andere Ausweg durch die Oeffnungen der grossen Arterien (Aorta, Pulmonalis). Betrachtet man die geschlossenen Segelventile von oben, von den Vorkammern aus, so erblickt man

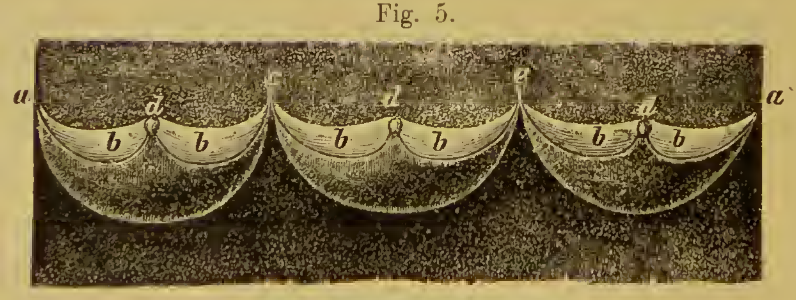
rechts einen dreiästigen, links einen einfachen, zuweilen zweiästigen Schlitz entsprechend den oberen Schliessungsrändern der an einander gelagerten, der Fläche nach annähernd horizontal gestellten Klappenzipfel. Die durch die Contraction der Papillarmuskeln gespannten Sehnenfäden verhindern, wie schon erörtert, das Rückwärtsflottiren der Klappen in die Vorkammerhöhlen.

Will man die Güte des Klappenschlusses erproben, so führt man nach Lower (1669) durch die Aorta eines Rinder- oder Hundeherzens eine lange Glasröhre bis tief in den Ventrikel, bindet diese in der Aorta fest und füllt nun durch das Rohr die Kammerhöhle mit Wasser. Man sieht alsdann die Wassersäule im Glasrohr auf einer gewissen Höhe stationär bleiben, also fliesst nunmehr kein Wasser in die Vorkammer ab, die Zipfelklappen sind geschlossen. Schneidet man den oberen Theil der Vorkammer ab, so kann man den Klappenschluss direct beobachten. Die Wirkung ist die nämliche, als ob die Kammer sich zusammengezogen und auf ihren Inhalt einen, der Wassersäule im Glasrohr gleichen Druck erzeugt hätte.

Wirkung der Vorkammern. Die Systole der Vorkammern bewirkt schon den (fast vollständigen) Schluss der Zipfelklappen, wie dies Baumgarten (1842) ausgeführt hat. Durch das unter Vorkammerdruck in die Kammern eingetriebene Blut werden die Wände derselben gedehnt und üben, sobald der Druck seitens der Vorkammern nachlässt, ihrerseits wieder einen Druck auf den Kammerinhalt aus, unter dem die Klappen erhoben und deren Ränder der Mitte genähert werden; der mit Beginn der Kammersystole eintretende geringste Druckzuwachs in der Kammer genügt, die zarten Ränder der Klappen an einanderzulegen, „die Klappen zu stellen“. L. Hermann macht mit Recht darauf aufmerksam, dass durch die Vorkammersystole die Kammern nicht nur schnell und stark gefüllt werden, sondern auch der Kammermusculatur eine beträchtliche Anfangsspannung ertheilt wird. Die Arbeitsgrösse, welche ein Muskel bei seiner Contraction zu leisten vermag, wird beträchtlich gesteigert, wenn er schon im ruhenden Zustand in Spannung versetzt worden ist.

Mechanik der Semilunarklappen. Hat der Ventrikel seinen Inhalt in das arterielle Ostium entleert und hört dann mit Beginn seiner Erschlaffung der von ihm ausgeübte Druck auf, so würde das in die Arterien gepresste Blut in den Ventrikel zurück-

Fig. 5.



Semilunarklappen beim Menschen.

strömen, regurgitiren können, wenn nicht die an den Ostien angebrachte Klappenvorrichtung den Rückweg verschlösse. Diese Klappen, drei an Zahl, die Valvulae sigmoideae oder semilunares (Fig. 5) sind so an den Ostien angebracht, dass sie mit der Arterienwand je eine Tasche bilden, ac, ce, ea, nach Art der bekannten Wagentaschen, daher sie nach E. H. Weber auch „Taschenventile" heissen. Beim Menschen trägt der obere halbmondförmige freie Klappenrand in der Mitte ein Knötchen, den Nodulus Arantii, d, zwischen diesem und dem Anheftungspunkt des freien Randes an die Arterienwand erstrecken sich mondsichelförmige Ausbreitungen, die Lunulae, a b d, d b c, c b d, d b e, e b d, d b a. Die Noduli und Lunulae fehlen nach Retzius den Thieren. Bei der Systole öffnen sich die Klappen, spannen sich sehnenartig über die gewölbten Taschenräume, ohne sich an die Wand der Arterie fest anzulegen. Das Blut, das mit Beginn der Diastole des Ventrikels, sobald der von letzterem ausgeübte Druck nachlässt und somit der Druck im Anfangstheil der Arterien grösser wird als im Ventrikel, nach allen Seiten, also auch nach dem Ventrikel zu auszuweichen strebt, fängt sich in den Klappentaschen, bläht sie auf und legt sie mit ihren freien Rändern an einander (Fig. 6), sodass sich letztere in der Figur eines dreistrahligen Sterns berühren, dessen Mittelpunkt die an einander treffenden Noduli, d, bilden. Es berühren sich aber, wenigstens beim Menschen, nicht nur die freien Ränder, sondern vielmehr die mondsichelförmigen Ausbreitungen je zwei an einander stossender Klappen, die deshalb nach L. Traube auch „Anlagerungstheile der Klappen" heissen, sodass durch diese flächenhafte Aneinanderlagerung die Sicherheit des Klappenschlusses wesentlich erhöht wird. Je grösser der Druck ist, der auf den Klappen lastet, desto fester werden die Anlagerungstheile an einander gepresst. Doch genügt schon für den Verschluss, wie die Erfahrungen an Thieren, die der Lunulae entbehren, zeigen, die Aneinanderlagerung der freien Klappenränder. Die Länge der letzteren vom Anheftungspunkt bis zum Nodulus muss mindestens dem Radius des Arterienrohrs gleich sein.

Fig. 6.



Semilunarklappen geschlossen, von oben gesehen.

Zur Prüfung des Mechanismus dieser Klappen schneidet man die Aorta oder Pulmonalarterie so von dem Ventrikel ab, dass in ersterer noch die Klappen zurückbleiben, und bindet oberhalb der Klappen in die Arterie eine lange Glasröhre ein, die man von oben mit Wasser füllt. Zunächst fliesst ein wenig Wasser unten aus, dann stellen sich die Klappen und tragen den Druck der auf ihnen lastenden Wassersäule.

„Insufficienz" nennt man den pathologischen Zustand, bei welchem infolge Substanzverlustes an den Klappenflächen das Blut in den Ventrikel regurgitiren kann; es entstehen dadurch tiefgreifende functionelle Störungen.

Die Taschenklappen können erst wieder geöffnet werden, wenn der Druck des systolischen Ventrikels über den Druck im Anfangstheil der grossen Arte-

rienstämme gestiegen ist, und da letzterer hoch ist, vergeht eine gewisse Zeit, während deren der Ventrikel nach dem Vorhof schon abgeschlossen ist und nach den Arterien noch abgeschlossen bleibt, „die Anspannungszeit des Ventrikels“, während deren er weniger eine Aenderung seiner Form als seiner Spannung erfährt; erst wenn die auf das Kammerblut ausgeübte Spannung den zeitigen Druck im Anfangstheil der Arterien übersteigt, beginnt unter Eröffnung der Taschenklappen „die Austreibungszeit des Ventrikels“. Von der beim Menschen etwa 0,4 Sekunde dauernden Systole kommt rund $^1/_5$ auf die Anspannungszeit.

Diastole des Herzens. Die Diastole ist ein rein passiver Akt, insofern die weich und nachgiebig gewordenen Herzwandungen durch den Druck des Blutes gedehnt werden. Die diastolische Füllung der erschlafften Herzhöhlen wird hauptsächlich dadurch gefördert, dass der in der Brusthöhle vermöge der Ueberdehnung der Lungen herrschende unteratmosphärische (negative) Druck die Herzwände von einander zu entfernen strebt und zugleich das Blut aus den extrathoracischen Venen, welche unter vollem Atmosphärendruck stehen, ansaugt; hierauf wird noch bei der Lehre von der Athmungsmechanik zurückzukommen sein. Durch die gegen Ende der Kammersystole eingreifende Vorhofssystole werden die Kammern noch schneller und stärker gefüllt, als dies ohne dies der Fall wäre (S. 32). Umgekehrt übt die Kammersystole vermöge des Herabsteigens der Atrioventriculargrenze gegen die Herzspitze (S. 36) eine saugende Wirkung auf die jeweils schon in Diastole eingetretenen Vorhöfe aus, sodass diese Blut aus dem Venensysteme aspiriren.

Blutversorgung des Herzens. Die Kranzarterien des Herzens entspringen aus dem Anfangstheile der Aorta, ein wenig unterhalb der freien Klappenränder. Brücke hat daraus abgeleitet, dass das Blut in die Herzwände nicht während der Kammersystole, sondern erst zu Beginn der Kammerdiastole unter dem hohen, am Ende der Systole in der Aorta bestehenden Druck einströmen könne. Durch dieses Einströmen des Blutes in die erschlafften Kammerwände sollte die diastolische Erweiterung des Herzens wesentlich unterstützt und dadurch die passive Herzdiastole zu einem gewissermassen activen Vorgange werden, die sog. „Selbststeuerung des Herzens“. Indess kann der Verschluss der Mündungen der Kranzarterien überhaupt nicht zu Stande kommen, weil bei der Kammersystole die Klappen nicht fest an die Aortenwand angelegt werden, sich vielmehr sehnenartig über die gewölbten Taschenräume spannen (S. 33). Das Blut der Kranzarterien sammelt sich nach der Auflösung in Capillaren zu den Kranzvenen, welche in die rechte Vorkammer einmünden; ein Theil dieses Blutes ergiesst sich direct durch die Foramina Thebesii in alle Herzhöhlen, namentlich auch in den linken Ventrikel. Unterbindung der Kranzarterien hat nach Langendorff, Porter u. A. erst nach mehreren Minuten dauernden Stillstand der Kammern zur Folge, während die Vorhöfe noch eine Zeit lang fortschlagen können (S. 30).

Capacität der Herzhöhlen. Die mittlere Blutmenge, welche in der Norm bei einer Ventrikelsystole in die Arterien entleert

wird, das „Schlagvolum", also auch die Capacität jeder Kammerhöhle schätzten Volkmann und Vierordt für den erwachsenen Menschen auf 180 Ccm. Blut, doch dürfte sie nach exakteren neueren Untersuchungen nur 70—90, im Mittel 80 Ccm. = 85 Grm. Blut betragen. Für die Säugethiere überhaupt ist sie zu $^1/_{800}$ des Körpergewichtes zu schätzen; danach würde bei einem 400 Kgr. schweren Pferde die Capacität jedes Ventrikels $^1/_2$ Kgrm. oder rund $^1/_2$ Liter Blut entsprechen. Jeder der beiden Ventrikel fasst etwa $^1/_{60}$ der gesammten Blutmenge; also wird bei jeder Kammersystole $^1/_{30}$ vom Gesammtblut in die Arterien getrieben.

Vor anderen Pumpvorrichtungen hat das Herz den Vorzug, dass, während bei jenen die Saug- und Druckwirkungen in zwei, zeitlich aufeinanderfolgenden Momenten vor sich gehen, beim Herzen beide Wirkungen gleichzeitig stattfinden. Während die Ventrikel ihren Inhalt in die Arterienstämme pressen, üben sie zugleich eine saugende Wirkung (S. 36) auf die erschlafften Vorhöfe, daher diese dem Venensystem ein neues Blutquantum entnehmen, um es im nächsten Augenblick, sobald die Ventrikel erschlaffen, diesen zu überliefern. Somit stellt das Herz gewissermassen eine gleichzeitig arbeitende Saug- und Druckpumpe vor. Aus der synchronen Thätigkeit und aus der gleichen Capacität beider Ventrikel folgt zugleich, dass die Menge des von jedem einzelnen Ventrikel bei dessen Systole ausgetriebenen Blutes dieselbe sein muss. Denn würde der eine von ihnen mehr Blut bei der Systole pumpen als der andere, so müssten sich die Ueberschüsse im Gebiete des Lungen- oder des Körperkreislaufes anstauen und insbesondere für ersteren zu einer höchst bedrohlichen Blutüberfüllung, sog. Hyperaemie führen, während in dem anderen Theil des Röhrensystems sich Blutmangel, verminderte Füllung der Gefässe, sog. Anaemie einstellen würde.

Systolische Formveränderung des Herzens. Die Basis des diastolisch erschlafften Ventrikels bildet eine Ellipse, deren grosse Axe von rechts nach links, deren kleine Axe von der Bauch- zur Rückenfläche geht; die Herzbasis ist also von vorn nach hinten abgeplattet. Die Längsaxe des Herzens, die Verbindungslinie des Mittelpunktes der elliptischen Basis mit der Herzspitze, bildet mit der Herzbasis einen stumpfen Winkel, sodass das Herz nach der Spitze zu gewissermassen herabhängt. Erfolgt nun die Systole, so gehen nach C. Ludwig im Wesentlichen folgende Veränderungen vor sich: die elliptische Basis wird annähernd kreisrund, sodass der Querdurchmesser sich beträchtlich, fast um $^1/_3$ verkleinert, sehr wenig nur der Dickendurchmesser; ist das Herz stark abgeplattet, so kann der Dickendurchmesser sogar noch etwas zunehmen, der vorderste Abschnitt der Herzbasis sich ein wenig vorwölben. Die Längsaxe der Ventrikel wird kürzer und richtet sich auf, bildet nun mit der Basis fast einen rechten Winkel, sodass die Herzspitze dem Mittelpunkt der Herzbasis senkrecht gegenübersteht d. h. die Herzspitze wird bei der Systole emporgehoben

und ihr Abstand von der Herzbasis verringert. Mit anderen Worten: aus der Form eines stark abgeplatteten schiefen Kegels wird bei der Systole ein im Längsdurchmesser verkürzter gerader Kegel mit fast kreisrunder Basis und senkrecht über deren Mitte stehender Spitze.

Die Aufrichtung des systolischen Herzens wird auch als „Hebelbewegung des Herzens“ bezeichnet.

Bei geöffnetem Thorax und Unterhaltung künstlicher Athmung sieht man das Herz eine Bewegung machen, die schon Harvey bekannte sog. Axendrehung, welche der Supination der rechten Hand vergleichbar ist, also eine systolische Rotation (oder spiralige Drehung) des Herzens um die Längsaxe von links nach rechts, sodass ein vorher seitlich gelegener Theil des linken Ventrikels nach vorn rückt, somit der linke Ventrikel in breiterer Ausdehnung zum Vorschein kommt. Die Axendrehung trägt gleichfalls dazu bei, die Herzspitze von hinten etwas mehr nach vorn zu bringen. Beim Hund, Kaninchen und Menschen kommt eine solche systolische Drehung von links nach rechts zugleich mit Erhebung der Herzspitze nach Filehne und Penzoldt in der Norm vor. Die Erhebung der Herzspitze gegen die Basis ist nach Colin beim Pferde höchst unbedeutend, beim Hunde sehr beträchtlich; bei den grösseren Thieren soll das Herz deutlich um seine Längsaxe von rechts nach hinten und links rotiren.

Systolische Lageveränderung des Herzens. Herz- und Spitzenstoss. Das Herz liegt in einem fibrösen Beutel der Brustwand an, nur über seine Basis und die seitlichen Theile seiner Vorderfläche erstrecken sich die Ränder der Lungenflügel hinüber. Es wird durch die starren Thoraxwandungen ebenfalls in einem von der Bauch- nach der Rückenfläche zu abgeplatteten Zustande erhalten, wobei die Herzspitze in der Diastole noch etwas herabhängt d. h. die Brustwand nicht berührt, sondern etwas nach hinten und unten gerichtet ist. Die Beobachtungen am Frosch- wie am Säugethierherzen lehren nun, dass bei der Kammersystole die Atrioventriculargrenze sich der (nahezu an ihrem Orte bleibenden) Herzspitze nähert, also nach einer tieferen Stelle in der Längsaxe des Körpers rückt und bei der Diastole wieder an ihren früheren Ort zurückkehrt. Infolge dieser relativen Ortsveränderung der Atrioventriculargrenze übt die systolische Umformung der Ventrikel, wie Weyrich erwiesen, eine saugende Wirkung, welche sich durch eine vermehrte Füllung der diastolischen Vorhöfe aus den Hohl- und Lungenvenen kundgiebt (S. 34). Vollends muss dies bei dem in der Brusthöhle eingeschlossenen Herzen der Fall sein; zur Ausfüllung des bei der systolischen Entleerung der Ventrikel innerhalb der Brusthöhle entstehenden Hohlraumes wird nicht nur das Blut aus den zur Brusthöhle laufenden Venen, sondern sogar die Lungen und das Zwerchfell herangezogen. Wird nun bei der Systole die erhärtete Herzspitze aufgerichtet und der kreisförmigen Basis senkrecht gegenübergestellt, so drängt sie gegen die Brustwand und wölbt den nachgiebigen Zwischenrippenraum, wenn sie

auf diesen trifft, hervor. Dies im Verein mit dem plötzlichen Uebergang des vorher schlaffen Herzens in eine sehr fest gespannte, im Dickendurchmesser vergrösserte Masse ist die Ursache der systolischen Vorwölbung der Brustwand in der Herzgegend, welche man als Herzstoss oder Herzshok bezeichnet. Legt man die Hand flach auf die linke Brustwand auf, so fühlt man rhythmisch eine Erschütterung, den Herzstoss. Beim Menschen fühlt man, neben dem diffusen Herzstoss, zumeist die Erhebung der Herzspitze als eine umschriebene Hervorwölbung, den „Spitzenstoss", am stärksten und deutlichsten im 5. linken Intercostalraum ein wenig nach innen, medianwärts von der Mammillarlinie d. h. der Geraden, welche man parallel dem linken Sternalrand durch die Brustwarze sich gezogen denkt. Bei Thieren fühlt man den Herzstoss am stärksten bald oberhalb bald unterhalb des 5. Intercostalraums, bald näher bald weiter vom Sternum, so z. B. beim Pferd über den Knorpeln der 5. und 6. Rippe hart an deren Verbindung mit der knöchernen Rippe; ein eigentlicher Spitzenstoss, wie beim Menschen, ist bei den Thieren selten wahrzunehmen, zum Theil wegen der herübergelagerten starken Muskulatur, wie bei den Wiederkäuern, am ehesten noch bei den Fleischfressern, deren Herzspitze deutlich erhoben wird (S. 36). Ferner sieht man die Herzgegend bei jeder Systole sich ein wenig hervorwölben und bei der Diastole wieder einsinken. Die Ursache des Herzstosses ist die plötzliche Erhärtung und Verdickung des Herzens und die Erhebung der Herzspitze.

Nach Gutbrod und Skoda soll der Spitzenstoss dadurch zu Stande kommen, dass der Ventrikel infolge der plötzlichen Druckverminderung, welche durch Entleerung des Blutes in die Arterienanfänge gesetzt wird, einen Rückstoss erhält, ähnlich dem Zurückschnellen eines abgefeuerten Schiessgewehres oder der Bewegung des Segner'schen Wasserrades (Rückstosstheorie).

Da die Lungen, wie wir später sehen werden, vermöge des auf ihrer inneren Oberfläche lastenden Atmosphärendruckes (gegenüber dem geringeren Druck auf ihre Aussenfläche) stets den grösstmöglichen Raum in der Brusthöhle einzunehmen streben, so erweitern sie sich bei der Herzsystole infolge der Verminderung des Herzvolumens und saugen Luft von aussen ein; umgekehrt bewirkt die diastolische Volumenzunahme des Herzens eine entsprechende Verkleinerung der Lungen unter Ausstossung von Luft. Diese, den verschiedenen Phasen der Herzthätigkeit sich anpassende Bewegung der Luft in den Lungen bezeichnet man nach Landois als die „cardiopneumatische Bewegung".

Herztöne. Legt man auf die Gegend des Herzstosses das Ohr oder ein Höhrrohr auf, so hört man zwei aufeinanderfolgende rhythmisch sich wiederholende Töne, die Herztöne. Zuerst hört man einen dumpfen tiefen langgedehnten Ton (dem g entsprechend) und dann einen kürzeren, helleren Ton (etwa dem c entsprechend), darauf folgt eine Pause, hernach hört man wieder die beiden Töne; dem Klange nach entspricht ihnen am ehesten: bŭh - tŭp, bŭh - tŭp u. s. f. Der erste Herzton fällt zeitlich mit dem Herzstoss (und

dem Arterienpuls), also mit der Systole der Ventrikel zusammen und heisst deshalb systolischer Ton. Er sollte von der mit Beginn der Ventrikelsystole erfolgenden Stellung der Zipfelklappen herrühren. Wenn nämlich dünne Membranen plötzlich stark gespannt werden, wie die Zipfelklappen mit beginnender Systole der Ventrikel, so gerathen sie in Schwingungen und dadurch entsteht ein Ton, der um so höher ist, je kürzer und je dünner die Klappen und je stärker ihre Spannung ist. Der erste Ton ist über der ganzen Ausbreitung des Herzstosses wahrnehmbar, am deutlichsten in der Gegend der Herzspitze. Indess hört man auch noch am blutleeren Herzen nach Ludwig und Dogiel, ebenso bei Verhinderung des Klappenschlusses (durch Einführen eines Fingers von den Hohlvenen und dem Vorhof aus in das Ostium venosum) einen systolischen Ton, und daraus hat man geschlossen, dass der erste Ton kein Klappenton ist, sondern ein sog. Muskelgeräusch, herrührend von der energischen Contraction des Herzmuskels, die wie bei jeder anhaltenden Verkürzung quergestreifter Muskeln zur Entstehung eines Muskelgeräusches Veranlassung giebt. Noch entschiedener sprechen neuere Untersuchungen von Krehl für die Entstehung des ersten Herztones als Muskelton.

Der zweite Herzton kommt einzig und allein durch die plötzliche Spannung der vorher schlaffen Semilunarklappen bei Beginn der Kammerdiastole zu Stande und heisst deshalb diastolischer Ton; der Ton ist höher, als der erste Ton, weil die Klappen geringere Dimensionen haben, kürzer sind als die Zipfelklappen. Es wird dies dadurch bewiesen, dass der Ton ausbleibt, sobald die Entwicklung der Klappen auf irgend eine Weise verhindert wird, sei es experimentell durch Durchbohrung der Klappen oder pathologisch infolge zerstörender Processe an denselben. Auch hört man diesen Ton nicht gleich deutlich über der ganzen Ausdehnung des Herzstosses, vielmehr am deutlichsten an seinem Entstehungsorte, über den Ursprungsstellen der Aorta und der Lungenarterie, im 2. Intercostalraum rechts resp. links vom Sternum.

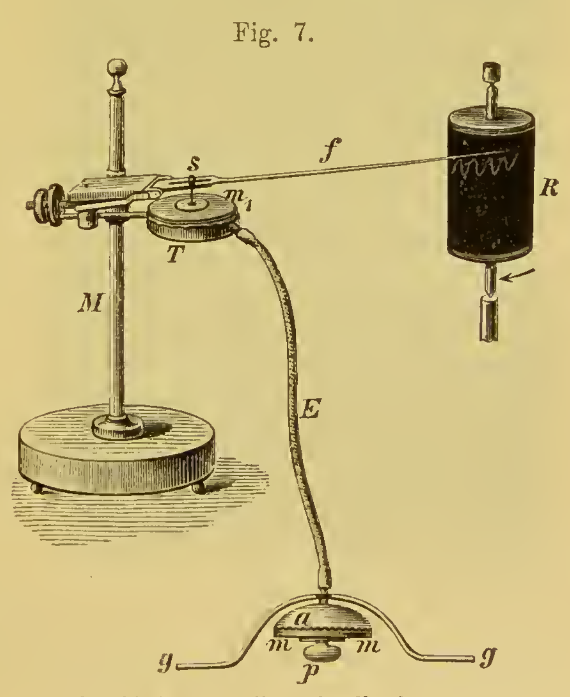
Die Herztöne haben seit Laennec (1815) für die Erkennung der Herzkrankheiten eine wichtige diagnostische Bedeutung gewonnen, insofern pathologische Veränderungen an ihnen, sobald durch sie die Schlussfähigkeit beeinträchtigt ist, neben den Tönen oder an Stelle derselben Geräusche entstehen lassen; die Feststellung, ob diese Geräusche mit dem ersten oder zweiten Herzton synchron sind und wo dieselben am deutlichsten zu vernehmen sind, erlaubt einen Rückschluss dahin, welcher Theil des Klappenapparates, ob die Zipfel- oder die Semilunarklappen erkrankt sind.

Dauer der einzelnen Phasen der Herzthätigkeit. Da der erste Herzton dem Beginn der Systole, der zweite Herzton dem Beginn der Diastole der Ventrikel entspricht, so lässt sich aus den Intervallen zwischen dem Beginn des ersten und zweiten, sowie zwischen dem zweiten und dem wiederkehrenden ersten Ton die Dauer der Systole bez. Diastole bestimmen. Hierdurch sowie

mittels der noch schärferen, insbesondere von Marey (1860) ausgebildeten graphischen oder registrirenden Methoden, bei welchen das Herz seine Bewegung auf einen Fühlhebel oder eine zusammendrückbare, mit Luft gefüllte Kapsel überträgt, welche die Excursionen in vergrössertem Massstabe auf eine vorbeigeführte berusste Papierfläche aufzeichnen, ist ermittelt worden (vergl. Fig. 8, S. 40), dass sich bei normaler ruhiger Herzthätigkeit die Dauer einer Systole zu der der Diastole bei den Ventrikeln etwa wie 3 : 4 verhält. Der bei weitem grösste Theil des systolischen Zeitraumes kommt auf die Systole der Ventrikel, nur ein kleiner Theil, beim Pferd und nach Landois beim Menschen etwa $^1/_3$, auf die vorangehende Systole der Vorhöfe; letztere bezeichnet man daher wohl auch als „kurzen Vorschlag der Kammersystole“. Wie die Diastole der Vorhöfe schon in der Norm $2^1/_2$ mal so lang ist, als ihre Systole, so kann auch die Diastole der Ventrikel unter Umständen sehr viel länger dauern; bei erkalteten Fröschen und Fischen, bei winterschlafenden Säugern und beim absterbenden Herzen kann die Diastole 5 bis 6, ja 10 mal so lange währen, als die Systole, welche von constanterer Dauer und innerhalb ziemlich weiter Grenzen von der Zahl der Herzschläge nur wenig abhängig ist. Dagegen unterliegt die Dauer der Herzpause, also die Ruhezeit aller Herzabschnitte ähnlichen Schwankungen wie die Schlagzahl des Herzens; sie beträgt $^1/_6$ bis $^1/_4$ von der Gesammtdauer eines Herzschlages.

Graphische Untersuchungsmethoden. Die graphischen Darstellungen haben die Bedeutung, schnell verlaufende Bewegungsvorgänge, die sich mit Hilfe des Gesichts-, Gehörs- und Gefühlssinnes nur ungenügend verfolgen und auffassen lassen, wie z. B. die Herzbewegung, der Pulsschlag, die Muskelzuckung u. s. w. in einem System weniger Linien, sog. „Curven“ in übersichtlicherer Weise darzubieten, als dies durch die detaillirteste Beschreibung möglich ist. Da die Bewegungen selbst sich in der Regel nur in geringen Excursionen vollziehen, muss zunächst für eine Uebertragung derselben in vergrössertem Massstabe gesorgt werden. Dies geschieht am einfachsten durch Uebertragung der Bewegung auf einen möglichst leichten Hebelarm, nahe dessen Unter-

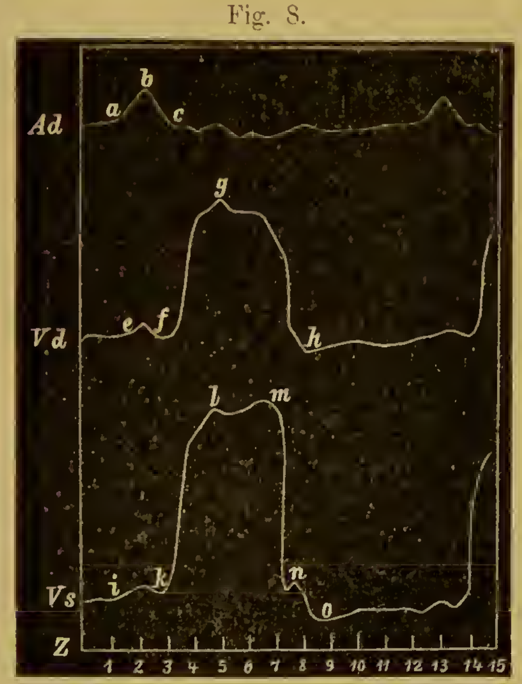
Fig. 7.



Graphische Darstellung der Herzbewegung.

stützungspunkt der Bewegungsimpuls angreift; es ist klar, dass das andere freie Ende oder die Spitze des Hebels eine um so bedeutendere Excursion machen muss, je länger der Hebelarm ist. Dieses Princip wird beim Pulsschreiber (Sphygmograph S. 53) und beim Muskelschreiber (Myograph) benutzt. In einer anderen Reihe graphischer Darstellungen wird die Bewegung nicht direct auf den Hebel übertragen, sondern indirect durch lufterfüllte und daher compressible, sog. Upham'sche Kapseln. Fig. 7 zeigt uns zwei solcher Kapseln in der Anordnung von Marey, wie sie sich zur Uebertragung der Herzbewegung eignen, „Cardiograph“. Der Aufnahmeapparat besteht aus einer flachen, nach Art einer Trommel mit einer Kautschukmembran m überspannten Metallkapsel a, welche in der Mitte ihres Grundes in ein dünnes Metallröhrchen übergeht. Ein auf die Kautschukmembran aufgeklebtes Aluminiumplättchen trägt die knopfförmige Pelotte p, welche genau auf die deutlichste Stelle des Herz- bezw. Spitzenstosses gesetzt, die Kautschukmembran je nachdem hineindrückt und damit die Luft in der Trommel comprimirt. Zur Sicherheit des Aufsetzens auf die Brustwand dient das die Trommel umgebende glockenförmige Gehäuse gg. Die Aufnahmekapsel steht durch einen über das Metallröhrchen gezogenen dickwandigen Kautschukschlauch E in Verbindung mit der Registrirtrommel (Marey's Tambour enregistreur, M), welche ebenfalls aus einer flachen, mit einer Kautschukmembran m_1 überzogenen Metallkapsel T besteht, sodass die resp. Verdichtungen und Verdünnungen der Luft des Aufnahmeapparates auf die Luft dieser Kapsel und damit auf das der Kautschukmembran aufsitzende Stiftchen s übertragen werden, welches das Hypomochlion eines langen leichten Fühlhebels (aus Schilfrohr) f bildet, nahe dessen Drehpunkt das Stiftchen angreift. Die der Herzbewegung genau entsprechenden, nur vergrösserten Excursionen des Fühlhebels werden von dessen freiem Ende auf einen durch ein Uhrwerk getriebenen, mit gleichmässiger Geschwindigkeit in der Richtung des Pfeils rotirenden berussten Cylinder R in Form einer Curve, „Cardiogramm“, verzeichnet, deren Erhebungen der Systole, deren Senkungen der Diastole entsprechen.

Fig. 8.



Bewegungscurven der einzelnen Herztheile.

Beim Pferde haben Chauveau und Marey von der Jugularis bezw. von der Carotis aus in die einzelnen Herzhöhlen Kautschukröhren eingeführt, welche unten in mässig gespannte Kautschukblasen endeten (Kautschukcatheter). Jede der Röhren stand aussen in Verbindung mit einer Registrirtrommel, sodass die auf die Kautschukblasen bei der Systole ausgeübten Compressionen genau übertragen und damit auch die zeitlichen Verhältnisse der Thätigkeit

der einzelnen Herzabtheilungen verzeichnet wurden. Fig. 8 giebt die so gewonnenen Curven wieder, und zwar Ad vom rechten Vorhof, Vd von der rechten, Vs von der linken Kammer (jeder Theilstrich der Linie [Abscisse] Z = $1/6$ Secunde). Das Stück abc entspricht der Vorhofssystole, welche sich als kurzer Vorschlag der mehr als doppelt so langen Kammersystole fgh und klmno darstellt und ihrerseits als eine Zacke ef und ik im diastolischen Curvenabschnitt der Kammern zu erkennen ist. Die Pause oder Herzruhe fällt zwischen den 9. und 12. Theilstrich.

Die Schlagzahl des Herzens variirt bei den verschiedenen Thiergruppen innerhalb weiter Grenzen, bei derselben Species dagegen nur innerhalb enger Grenzen. So beträgt sie in der Minute beim Elephant 25—28, beim Pferd 25—46, beim Rind 40—50, beim Mensch 70—75, beim Schwein, Schaf und Ziege 70—80, beim Hund 70—120, Katze 120—140, Kaninchen 130—160. Je grösser also ein Thier ist, desto seltener erfolgt sein Herzschlag, daher kommen im Allgemeinen bei derselben Species die höheren Zahlen auf kleinere Individuen. Die weiblichen Thiere haben, selbst nach Eliminirung ihrer geringeren Körperlänge, einen häufigeren Herzschlag als die männlichen Thiere. Hengste haben 28—30 Herzschläge (bei sehr alten Hengsten sind auch nur 23 beobachtet worden), Stuten und Wallache 36—40 Herzschläge. Ferner ist der Herzschlag um so frequenter, je jünger die Thiere sind; das Füllen hat 60, das Kalb 56 Schläge. Die Foeten und die neugeborenen Thiere haben eine doppelt so grosse Herzfrequenz als die erwachsenen Thiere, so der menschliche Foetus 140—150, das eben geworfene Fohlen 120—160 Herzschläge. Für den Menschen hat Volkmann als Mittel berechnet, dass die Herzfrequenz von der Geburt erst schneller, dann langsamer abfällt und im 10. Lebensjahre nur noch etwa 87 beträgt; von da ab sinkt sie noch ein wenig und beträgt beim 20jährigen 70—75; auf dieser Höhe erhält sie sich fast constant bis zum 60. Jahre und steigt von da ab noch ein wenig, doch höchstens um 5 Schläge. Die Schlagzahl zeigt ferner tägliche Schwankungen oder Perioden, abhängig von der Nahrungsaufnahme; nach Vierordt beträgt sie am Morgen 73, fällt dann im Laufe des Vormittags bis auf 69, um nach dem Mittagsmahl auf 81—83 zu steigen; 3 Stunden danach beträgt sie nur noch 77 und vor Einnahme der Abendmahlzeit etwa 73. Im Schlaf und beim Hungern sinkt die Schlagzahl. Kälte verlangsamt, Wärme und verminderter Luftdruck beschleunigen den Herzschlag. Ein beträchtliches Ansteigen der Herzschläge erzeugen Körperbewegungen: Gehen, Laufen, Verrichten schwerer Arbeit. Schon im Stehen ist die Schlagzahl des Herzens grösser als im Liegen und im Sitzen und kann bei eiligem Lauf bis auf das 2fache der Norm ansteigen. Ferner wird die Herzfrequenz in ausserordentlichem Maasse von psychischen Einflüssen (Zorn, Angst, Schreck, Aufregung) beherrscht. Endlich vermehrt beschleunigtes Athmen die Zahl der Herzschläge.

Vögel haben im Verhältniss zu gleich grossen Säugethieren einen beschleunigten Herzschlag, meist 120—180, die Fische und Amphibien dagegen eine viel geringere Herzfrequenz, erstere meist 20—24 und zwar auf Kosten einer Verlängerung der Diastole, von den letzteren der Frosch 60, Krebse etwa 50, die Schildkröte 20 Herzschläge.

Lehre vom Kreislauf oder Haemodynamik.

Die Blutgefässe, Arterien wie Venen, bestehen aus 3 Häuten: einer äusseren Haut, Tunica adventitia, einer mittleren, T. media, und einer inneren, T. intima. Die erste und letzte ist bei beiden gleich; die Intima besteht aus flachen spindelförmigen Epithelzellen mit längsovalem Kern, sog. Endothelien; die Adventitia bildet eine das Gefäss umgebende Bindegewebshülle. Bei den Arterien enthält die T. media elastische Elemente und glatte Muskelfasern gemischt, und zwar je grösser die Arterien sind, um so reiner tritt das gelbe elastische Gewebe hervor und ihm gegenüber die Muskelzellen zurück; je kleiner die Arterien sind, um so reiner treten die glatten Muskelfasern hervor und das elastische Gewebe zurück. Dieses besitzt grosse Dehnbarkeit, also eine geringe aber vollkommene Elasticität d. h. es setzt der Ausdehnung geringen Widerstand entgegen, kehrt aber nach Entfernung der dehnenden Kraft wieder zu seiner ursprünglichen Form zurück.

Fast in jedem Bindegewebe werden, wenn man dasselbe durch Behandeln mit verdünnter Essigsäure oder Kochen durchsichtig macht, elastische Elemente wahrnehmbar als derbe, lange, dunkel contourirte Fasern, welche einen gewundenen Verlauf nehmen, vielfach mit einander anastomosiren und sich verästeln. An einzelnen Stellen, so im Lig. nuchae, in den Lig. flava der Wirbelsäule, im Zehenband der Katzenthiere etc. treten sie so zahlreich auf, dass man von einem „elastischen Gewebe" spricht. An der Grenze zwischen Intima und Media der grösseren Arterien treten die Fasern in Balken auf, die sog. gefensterte Membran. Die gereinigte Substanz des elastischen Gewebes, das Elastin, aus C, H, N, O und S bestehend, ist selbst bei mehrtägigem Kochen unlöslich in Wasser, ebenso in Aether, Alcohol, concentrirter Essigsäure; in concentrirten Laugen löst es sich nur langsam, schneller beim Kochen. Es bedarf sehr langer Einwirkung von concentrirter Schwefelsäure, um das Elastin aufquellen und löslich zu machen. Auch in Alcohol erhält sich Elastin unverändert.

Die glatten Muskelfasern sind spindelförmige platte Zellen, deren jede nach P. Schultz aus einem dichten Bündel von Fibrillen mit einem meist central gelegenen länglichen stabförmigen Kern besteht; die Enden der darüber und darunter liegenden Zellen greifen innig in einander. Durch Einflüsse der verschiedensten Art, die wir bei der Lehre von der Muskelbewegung des Genaueren zu betrachten haben, werden die glatten Muskelfasern zur Zusammenziehung veranlasst, wobei sie sich verkürzen und verdicken.

In den mittleren und kleinen Arterien sind die Muskelfasern grossentheils in querer Richtung, ringförmig angeordnet, sodass bei

ihrer Zusammenziehung sich der Hohlraum des Gefässes verengt; nur in den grösseren und mittleren Arterien kommen neben den ringförmigen längsverlaufende Muskelfasern vor. Von der Contractilität kleiner Arterien kann man sich unter dem Mikroskop überzeugen, wenn man z. B. den Kältereiz oder den elektrischen Strom direct auf sie applicirt. Ausser den Capillaren fehlen glatte Muskelfasern nach Ranvier keiner Arterie, selbst nicht der grössten; sie finden sich sogar schon im Anfangstheil der Aorta. Die Venen dagegen zeigen längsgerichtete glatte Muskelfasern, die zudem in einer erheblich dünneren Schicht als in den Arterien angeordnet sind, auch besitzen sie weniger elastische Fasern; doch ist ihre Dehnbarkeit, weil ihre Wände dünn sind, eine sehr grosse. Nur in den Venen der Knochen und des Centralnervensystems fehlt die glatte Muskulatur, dagegen führen die Endtheile der grossen in's Herz einmündenden Venen (Hohl- und Lungenvenen), statt der glatten, vom Herzen auf sie übergehende, quergestreifte Muskelfasern (S. 29). Die kleinsten Arterien gehen zuletzt in die Capillaren über, welche nur aus platten Spindelzellen mit längsovalem Kern, sog. Endothelien bestehen. Die letzteren werden nach v. Recklinghausen's Entdeckung erst sichtbar durch Behandlung mit einer $1/4$—$1/2$ proc. Lösung von Silbernitrat, indem die Zellgrenzen oder eine zwischen den Zellen befindliche Kittsubstanz die Silberlösung reducirt und sich mit Hilfe des Silbers schwarz färbt. Das die Capillarwand zusammensetzende Endothel ist die directe Fortsetzung der endothelialen Auskleidung der Arterien und Venen und in der Regel der einzige Bestandtheil der Capillarwand. Den Endothelzellen der Capillaren kommt wahrscheinlich eine eigene Beweglichkeit zu. Die feinsten dünnsten Capillaren finden sich im Gehirn, in den Muskeln und der Netzhaut des Auges. Thiere, deren Blut grössere Blutkörperchen besitzt, haben Capillaren mit verhältnissmässig weiterem Lumen als Thiere mit kleineren Blutkörperchen. Das Lumen der Capillaren beträgt $1/200$—$1/50$ Mm.

Da das Blut, wie jede andere Flüssigkeit, so gut wie incompressibel ist, muss auch das Volumen des Blutes als unveränderlich angesehen werden. Dagegen besitzt das Blut, wie alle anderen tropfbaren Flüssigkeiten, eine ausserordentlich leichte Verschieblichkeit seiner Theilchen, und zwar findet so lange Bewegung der Flüssigkeitstheilchen statt, bis alle wieder in die Gleichgewichtslage zurückgekehrt sind. Es erfolgt die Bewegung stets von Punkten höheren Drucks nach den Punkten niederen Drucks. Die gesammten Blutbahnen bilden ein mit einander zusammenhängendes, communicirendes Röhrensystem.

Hauptgesetze vom Gleichgewicht der Flüssigkeiten, der Hydrostatik und deren Bewegung, Hydrodynamik. Flüssige Körper pflanzen jeden Druck, welcher auf einen Theil ihrer Oberfläche ausgeübt wird, nach allen Seiten gleichmässig fort. Die Grösse des Druckes, den die Bodenfläche eines

mit Flüssigkeit gefüllten Gefässes auszuhalten hat, entspricht, wie auch immer das Gefäss gestaltet sein mag, stets dem Gewicht einer vertikalen Wassersäule, deren Basis gleich ist der Bodenfläche und deren Höhe gleich ist der Tiefe des Bodens unter dem Wasserspiegel, also der Höhe der Flüssigkeit. Vermöge der gleichförmigen Fortpflanzung des Druckes haben auch die Seitenwände eines gefüllten Gefässes einen Druck auszuhalten, und zwar ist für jede Stelle der Seitenwand dieser Seitendruck gleich dem Gewichte der Flüssigkeitssäule, welche den Flächeninhalt des fraglichen Wandstückes zur Basis und dessen Tiefe unter dem Wasserspiegel zur Höhe hat. Bohrt man in die Wand des Gefässes ein Loch, so verwandelt sich der auf diese Wand bisher ausgeübte latente Flüssigkeitsdruck in eine andere Form von Kraft, in lebendige Bewegung, die Flüssigkeit springt in einem continuirlichen Strahl aus der Oeffnung hervor und zwar in einer krummen Linie, deren Form sich als Parabel ergiebt. Wenn Flüssigkeiten aus Oeffnungen bei gleichbleibender Druckhöhe ausfliessen, so ist ihre Ausflussgeschwindigkeit, durch die in der Zeiteinheit ausgeflossene Menge gemessen, gerade so gross wie die Geschwindigkeit, welche ein freifallender Körper erlangen würde, der vom Spiegel der Flüssigkeit bis zur Ausflussöffnung herabfällt (Torricelli's Theorem). Wie beim freien Fall die Fallgeschwindigkeiten, so verhalten sich auch die Ausflussgeschwindigkeiten wie die Quadratwurzeln aus den Fallhöhen d. h. den Druckhöhen. Indess trifft dies nur für Oeffnungen zu, welche in dünner Wand angebracht sind. Erfolgt dagegen der Ausfluss durch lange und im Verhältniss zu der Weite des Druckgefässes enge Röhren, so macht sich ein Reibungswiderstand geltend, zu dessen Ueberwindung ein Theil der Druckhöhe, der Stromkraft verbraucht wird, sodass der Ausfluss nur mit einer geringeren Geschwindigkeit stattfindet, die um so geringer ist, je weiter das freie Ende der Röhre vom Druckgefäss entfernt ist. Vermöge der Adhäsion der die Röhrenwand benetzenden Schicht ist diese als unbeweglich anzusehen. Es hat also streng genommen der Druck, unter dem die Flüssigkeit ausströmt, nicht die Reibung der Flüssigkeit an der Gefässwand, sondern vielmehr die Cohäsion der übrigen Flüssigkeit an die ruhende Wandschicht zu überwinden; daraus leuchtet ohne Weiteres ein, dass das Material der Röhrenwand, wofern es nur durch die Flüssigkeit benetzbar ist, auf den Strömungsvorgang durchaus ohne Einfluss ist. In einer jeden Röhre, in der eine tropfbare Flüssigkeit strömt, hat man daher hinsichtlich der Strömungsgeschwindigkeit die einzelnen Flüssigkeitsschichten zu unterscheiden; die an die Wandschicht zunächst angrenzende hat man als eine sich langsam verschiebende, die darauf folgende sich schneller verschiebend u. s. f. sich vorzustellen, sodass in der Axe der Röhre die grösste Geschwindigkeit anzutreffen ist. Entsprechend dem noch zu überwindenden Reibungswiderstande hat jede Stelle der Ausflussröhre einen Druck auszuhalten, den man dadurch misst, dass man an der betreffenden Stelle ein Glasrohr, ein Messrohr oder Manometer einsetzt; die emporgehobene Flüssigkeitssäule misst den Druck, welchen die strömende Flüssigkeit auf dem Wege von der betreffenden Stelle bis zur Ausflussöffnung noch zu überwinden hat. Dieser Seitendruck ist nun, wie der Versuch lehrt, am höchsten in der unmittelbaren Nähe des Druckgefässes und unmittelbar vor der Ausflussöffnung gleich Null und nimmt zwischen diesen beiden Punkten linear ab. Bei gleichweiten Ausflussröhren ist also der Druck proportional der Röhrenlänge. Die Differenz der an zwei

Punkten statthabenden Druckwerthe bezeichnet man auch als „Gefälle". Für verschieden lange und weite Ausflussröhren ist die Ausflussgeschwindigkeit nach Poiseuille direct proportional dem Querschnitt (dem Quadrat des Röhrenradius), umgekehrt proportional der Röhrenlänge und ferner abhängig von der Natur der Flüssigkeiten, ihrer grösseren oder geringeren Zähigkeit (Viscosität): sie ist ceteris paribus bei Serum nur $1/_2$ mal, bei Blut nur $1/_4$ mal so gross als bei reinem Wasser. Die Ausflussgeschwindigkeit ist demnach um so grösser, je kürzer das Rohr, je grösser sein Querschnitt und endlich je weniger rauh die Innenfläche des Rohres ist, denn die Rauhigkeiten im Innern erhöhen ebenfalls die Widerstände. Für sehr enge Röhrchen, Capillarröhrchen dagegen fand Poiseuille, dass die Ausflussgeschwindigkeit dem Quadrate, die ausströmende Menge der vierten Potenz des Röhrendurchmessers proportional ist, und ferner ist sie der Druckhöhe (und nicht wie beim Torricelli'schen Gesetze der Quadratwurzel aus den Druckhöhen) proportional.

Druck und Stromgeschwindigkeit in einem ungleich weiten Rohre. Da Flüssigkeiten incompressibel sind, da sie stets das Rohr vollkommen erfüllen müssen und eine Dehiscenz zwischen zwei Flüssigkeitsschichten niemals eintreten kann, muss durch jeden gegebenen Querschnitt eines wie immer gestalteten Röhrensystems dieselbe Flüssigkeitsmenge hindurchströmen, demnach wird die Stromgeschwindigkeit umgekehrt proportional dem Röhrenquerschnitt sein d. h. in dem Maasse abnehmen, als der Röhrenquerschnitt zunimmt. Beim Uebergang von einem weiteren zu einem engeren Querschnitt tritt eine plötzliche Vermehrung, beim Uebergang von einem engeren zu einem weiteren Querschnitt eine plötzliche Verminderung des Gefälles ein oder: vor einer Verengerung der Strombahn liegt ein höherer, vor einer Erweiterung ein niederer Druck, als bei einer stetigen Druckabnahme zu erwarten wäre. Wird ein Rohr winklig geknickt, so nimmt die Ausflussgeschwindigkeit ab; je stärker die Knickung, desto grösser ist der Widerstand, desto grösser also die Druckhöhe unmittelbar vor der Knickung. Eine Verzweigung des Rohres setzt sich aus Knickung und Erweiterung des Röhrenquerschnitts zusammen, unter der Voraussetzung, dass das Caliber der Zweigröhren grösser als das des Stammrohres ist. Nach den bisherigen Ausführungen lässt sich bei Kenntniss der Querschnittsverhältnisse an jeder Stelle die Stromgeschwindigkeit und der Seitendruck berechnen.

Besonderheiten des Blutgefässsystems. In dem Maasse, als man vom Herzen zu den Capillaren fortschreitet, erweitern sich die Blutbahnen. Das vereinigte Lumen zweier Arterien, die aus einer Stammarterie hervorgehen, ist stets grösser, als das Lumen der Stammarterie. Die einzige Ausnahme bildet die Bauchaorta, deren Lumen grösser ist, als das der aus ihr hervorgehenden beiden Aa. iliacae. Somit nimmt der Gesammtquerschnitt der arteriellen Strombahn vom Herzen bis zu den Capillaren fast stetig zu. Die Strömungsgeschwindigkeit wird dem Blut dadurch ertheilt, dass es mit einer der Energie der Herzcontraction entsprechenden Kraft in die arteriellen Gefässe eingepresst wird. Indess sind hier principielle Besonderheiten darin

gegeben, dass einmal das Herz nicht dauernd arbeitet, sondern nur von Zeit zu Zeit, rhythmisch seinen Inhalt in das Gefässsystem einpresst und dass letzteres nicht aus festen, starren, sondern aus elastischen, dehnbaren Wandungen besteht. Ungeachtet dieser periodisch wirkenden Triebkraft findet aber die Blutströmung continuirlich statt, und es fragt sich nun, woher dies rührt? Es führt uns dies auf die Erörterung derjenigen Strömungsmodificationen, welche durch elastische Röhren gegeben sind.

Wellenbewegung. Wird die Oberfläche einer ruhenden Wasserfläche an irgend einem Punkte z. B. durch ein auf sie geworfenes Steinchen in ihrem Gleichgewicht gestört, so entstehen radiär von diesem Punkte kreisförmige Erhebungen, welche in immer weiter werdenden Ringen sich auf der Oberfläche des Wassers ausbreiten, indem nach und nach immer entferntere Wassertheilchen in Bewegung gesetzt werden. Diese kreisförmigen Ringe nennt man „Wasserwellen". Das Wesen der Wellenbewegung besteht, wie die Untersuchungen der Brüder Ernst Heinrich und Wilhelm Weber (1825) gezeigt haben, darin, dass jedes Wassertheilchen eine kleine kreisförmige Bewegung macht, um schliesslich wieder an seinen ursprünglichen Ausgangsort zurückzukehren, während dessen die nächstgelegenen zweiten, dritten, vierten und folgenden Theilchen eine gleiche Bewegung, aber stets die weiter gelegenen später als die nächst vorhergehenden, antreten. Die Gesammtheit jener nacheinander und in regelmässiger Folge vor sich gehenden Rotationen der Flüssigkeitstheilchen ist es, was sich als Wellenbewegung darstellt. Die Wasserwellen bestehen aus abwechselnden Erhebungen über und Vertiefungen unter der ruhenden horizontalen Wasserfläche; jene heissen Wellenberge, diese Wellenthäler. Es schreiten nur die Wellen fort, während die Wassertheilchen selbst, wenigstens bei einer sonst ruhenden Wasserfläche, unverändert an ihrem Ort bleiben, daher sieht man einen auf dem Wasser schwimmenden leichten Gegenstand, z. B. ein Korkstückchen, dauernd an seiner ursprünglichen Stelle verbleiben und nur sich abwechselnd heben und senken, auf- und abschaukeln, indem die Wellenringe unter ihm hinwegziehen. Die grösste Aehnlichkeit mit dieser Wellenbewegung bietet die wogende Bewegung, in die ein Getreidefeld durch den gleichmässig darüber hinstreichenden Wind geräth. Es handelt sich also bei einer wie immer erregten Gleichgewichtsstörung einer ruhenden Wasserfläche nur um eine Formveränderung des Flüssigkeitsniveaus, bei der eine Fortbewegung der Wassertheilchen von dem Punkte, wo die Wellen erregt werden, nach der Peripherie nicht stattfindet.

Wirft man jedoch in ein vermöge seines Gefälles sich fortbewegendes Wasser, in einen Fluss ein Korkstück hinein, so sieht man die um letzteren als Mittelpunkt erregten Wellen mit der Geschwindigkeit der Strömung sich fortbewegen, sodass der Kork immer im Mittelpunkt der concentrischen, fortlaufenden Wellen bleibt und dadurch selbst mitfortgeführt wird. Aber diese Fortführung rührt nur daher, dass jedes der in kreisförmige Schwingungen gerathenden Wassertheilchen, dem schon vorher eine Geschwindigkeit im Sinne der Strömung ertheilt war, diese Geschwindigkeit unbeschadet der Rotation beibehält, daher auch die Gesammtheit der kreisförmig schwingenden Theil-

chen, welche sich als Welle darstellt, vermöge der erlangten Strömungsgeschwindigkeit in fortschreitender Bewegung verharrt (Wellenbewegung neben Strombewegung).

Strömungsvorgang in elastischen Röhren. Wird eine gewöhnliche Druckspritze an ihrem freien Ende in Verbindung gesetzt mit einem Kautschukschlauch, der gleichmässig mit Flüssigkeit erfüllt ist, und nun durch Hinunterdrücken des Spritzenstempels das vorher im Stiefel befindliche Flüssigkeitsquantum in den elastischen Schlauch hineingepresst, so wird der zunächst angrenzende Anfangstheil des Schlauches vermöge seiner Dehnbarkeit unter dem Druck der eingetriebenen Flüssigkeit ausgedehnt werden, sich beulenförmig erweitern. Die gedehnte Kautschukwand übt nun auf die von ihr eingeschlossenen Flüssigkeitstheilchen einen Druck aus, der um so grösser ist, je stärker die Wand ausgedehnt, je grösser also die Wandspannung ist. Unter diesem Druck suchen vermöge der gleichmässigen Druckfortpflanzung in tropfbaren Flüssigkeiten alle Flüssigkeitstheilchen auszuweichen und zwar überall hin, wo ein niederer Druck herrscht. Wir haben also in dem ausgedehnten Röhrenstück ausser der durch den Stempel ertheilten Strömungsgeschwindigkeit, welche von dem mit der Spritze verbundenen Anfangstheil des Schlauches nach dessen offenem Ende zu gerichtet ist, auch noch eine von der Wandspannung herrührende Geschwindigkeit, deren Richtung indess diesseits und jenseits der stärksten Erweiterung, der Höhe der Beule eine verschiedene ist. Im Vordertheil des Schlanches, in der Nähe des Stempels suchen die Theilchen nach letzterem zu, also entgegengesetzt der durch das Einpressen des Stempels ihnen ertheilten Geschwindigkeit auszuweichen; hier wird somit die Bewegung der Flüssigkeit je nach der Grösse der beiden einander entgegengerichteten Kräfte mehr oder weniger aufgehoben. Jenseits der stärksten Erweiterung sucht die Flüssigkeit infolge der seitens der ausgedehnten Wand auf sie ausgeübten Spannung peripherwärts, also in der Richtung der durch den Stempel ihr ertheilten Bewegung auszuweichen, somit addiren sich beide, die von dem Stempel und die von der Wandspannung herrührenden Geschwindigkeiten, die Flüssigkeit strebt vorwärts und treibt den nächst angrenzenden Röhrentheil beulenförmig auf. Hier wiederholt sich nun dasselbe Spiel, und da in jedem folgenden Querschnitt des Schlauches mit der Zeit, der Reihe nach die nämliche Veränderung vor sich geht, läuft eine beulenartige Anschwellung den Schlauch entlang mit einer Geschwindigkeit, welche sich summirt aus der durch den Stempel ertheilten und der von der Spannung der ausgedehnten Wand herrührenden Geschwindigkeit. Eine solche in der Richtung der hineingepressten Flüssigkeit fortschreitende Welle heisst: positive Schlauchwelle oder Bergwelle. Zieht man umgekehrt den Spritzenstempel zurück, saugt man also die Flüssigkeit aus dem elastischen Schlauch in die Spritze an, so entsteht

in ganz gleicher Weise und schreitet von Querschnitt zu Querschnitt fort eine Einziehung des Schlauches, die als negative Schlauchwelle oder Thalwelle bezeichnet wird. Solche Wellenbewegung kann nach E. H. Weber auch entstehen, wenn die Flüssigkeitsmasse im Schlauch an sich schon in Strömung begriffen ist und nur ihr Quantum durch Einpressen oder Aussaugen eines Antheils derselben vergrössert resp. verringert wird. Hier äussert sich die Wirkung der ablaufenden Wellenbewegung in einer zu- und wieder abnehmenden Beschleunigung der Bewegung jedes Theilchens. Die Geschwindigkeit der Schlauchwellen hat Weber erheblich grösser als die der Wasserwellen gefunden, so bei einer Kautschukröhre von 4 Mm. Wanddicke und 35,5 Mm. Durchmesser (etwa der doppelten Weite der Brustaorta des Pferdes) zu 11,3 Mtr. oder rund 34 Fuss.

Bevor wir dazu übergehen, den Strömungsvorgang in elastischen Röhren auf die Blutgefässe zu übertragen, sei vorausgeschickt, dass das ruhende Blut sich im Gefässsystem, wenn man vom Herzen absieht, immer in einem Zustand der Spannung befindet, weil das Volumen des Blutes grösser ist, als das des Gefässsystems sein würde, wenn das Blut sich daraus entfernt hätte, weil die Gefässe mit Blut überfüllt sind. Die infolge der Ausdehnung der Gefässwände über die ihnen natürlich zukommenden Dimensionen rege gemachten elastischen Kräfte üben einen Druck auf die eingeschlossene Blutsäule aus. Indem das elastische Rohr die Kraft, welche während des Hineinpressens von Flüssigkeit auf die Wandungen derselben übertragen wurde und diese ausdehnte, nach dem Aufhören des Einströmens wieder zurück auf die Flüssigkeit überträgt, erfolgt eine Fortbewegung bezw. ein Ausströmen der Flüssigkeit an der Ausflussöffnung noch eine Weile lang, nachdem das Einströmen aufgehört, zumal wenn die Ausflussöffnung verengt ist, also einen grösseren Widerstand setzt. Treffend hat daher Weber die elastische Wand der Arterien mit der im Windkessel der Feuerspritzen befindlichen Luft verglichen, welche auf die Flüssigkeit zu drücken und sie auszutreiben fortfährt, auch wenn das Pumpwerk selbst mit dem Einpressen von Flüssigkeit aufgehört hat.

Wellenbewegung in den Arterien. Wie in obigem Beispiel mittels der Druckspritze in dem mit ihr verbundenen elastischen Schlauch eine Schlauchwelle hervorgerufen wird, so erzeugt das Herz durch die bei der Systole in die grossen Arterienstämme eingepresste Blutmasse eine positive Schlauchwelle, welche die Arterien entlang in der ihr ertheilten Richtung d. h. vom Herzen nach den Capillaren abläuft. Da, wie schon angeführt (S. 45), der Durchmesser zweier, von einer Arterie abgehenden Aeste grösser ist, als der der Stammarterie und dieser Vorgang der Theilung sich sehr häufig wiederholt, so erweitert sich der Gesammtquerschnitt der arteriellen Strombahn von der Aorta nach den Capillaren zu in ganz ausserordentlichem Maasse.

Je grösser aber der Gesammtquerschnitt der Arterien wird, desto geringer wird die Ausdehnung sein, welche jeder einzelne der zahlreichen Arterienäste durch das bei der Systole hineingepresste, stets gleichbleibende Flüssigkeitsquantum erfährt, desto kleinere elastische Kräfte werden, entsprechend der geringeren Wanddehnung, rege gemacht, sodass die Welle peripherwärts an Lebhaftigkeit abnehmen muss. Dazu kommt noch, dass die Welle an den Winkeln, dem sattelförmigen Zwischenstück zweier oder mehrerer aus einer Stammarterie hervorgehenden Aeste zurückgeworfen wird, eine Reflexion erleidet, wodurch rückläufige Wellen in der Richtung nach dem Herzen zu, also der Bergwelle entgegengesetzt, entstehen, ausserdem aber durch Reibung an den Winkeln Widerstände für ihre Fortbewegung erfährt, endlich, dass in den kleinen Arterien eine proportional der Abnahme ihres Lumens wachsende Reibung gesetzt wird. Durch alle diese Momente wird die Schlauchwelle auf ihrem Wege von der Aorta zu den feinsten Gefässen allmälig geschwächt und endlich vernichtet, sie setzt sich durch die Capillaren hin nicht fort. Die in den Arterien bei jeder Systole erzeugte positive Welle kann also, da sie dicht vor oder im Anfangstheil der Capillaren erlischt, an der Fortbewegung des Blutes durch die Capillaren und Venen d. i. an dem Zustandekommen des Kreislaufs, direct wenigstens, keinen Antheil haben.

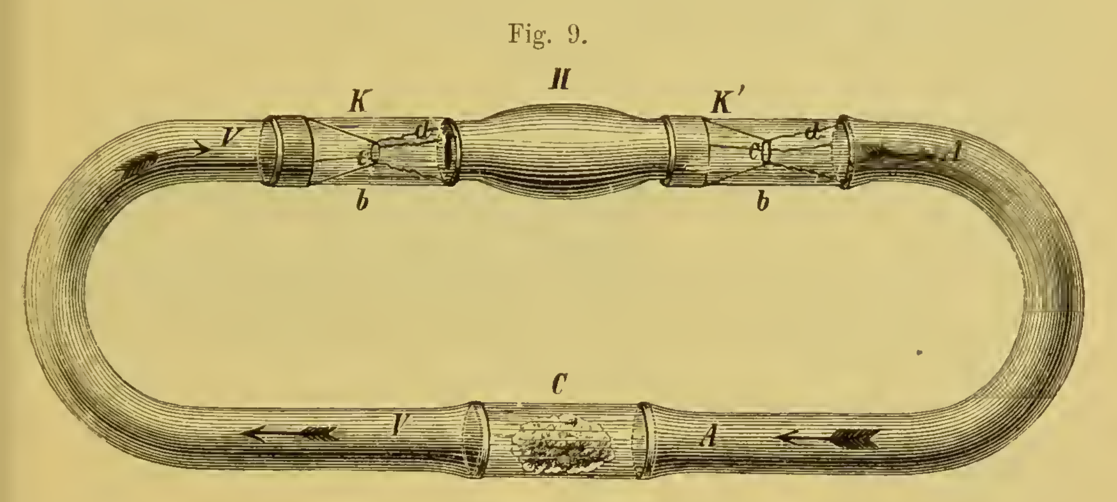
Entsprechend diesen Erörterungen sieht man auch bei Betrachtung der Blutbewegung unter dem Mikroskop, z. B. in der Schwimmhaut (Zwischenzehenhaut) oder im Mesenterium des Frosches, in den verschiedenen Abschnitten des Gefässsystems ein verschiedenes Verhalten. In den Venen und Capillaren geht die Strömung continuirlich und gleichförmig vor sich, in den Arterien zwar ebenfalls continuirlich, aber nicht gleichförmig, vielmehr erleidet hier die Blutbewegung rhythmisch oder periodisch eine stossweise Beschleunigung; letztere ist der Ausdruck der durch die Systole des Herzens erregten, die Arterien entlang laufenden positiven Welle, welche, wie schon die theoretische Betrachtung wahrscheinlich gemacht hat, in den kleinsten Arterien erlischt.

Ursache der continuirlichen Strömung oder der Strombewegung des Blutes. E. H. Weber ist es wiederum, dem wir die Feststellung der wesentlichen Principien der Blutbewegung verdanken (1850). Die continuirliche Strömung im Gefässsystem bringt das Herz durch seine Thätigkeit, die der vereinten Wirkung einer Druck- und Saugpumpe gleicht, auf indirectem Wege hervor. Denkt man sich zunächst das Herz aus dem System ausgeschaltet, indem z. B. gleichzeitig die zu- und abführenden Gefässstämme in der Nähe des Herzens abgeklemmt werden, so würde, da das Gefässsystem aus miteinander communicirenden Röhren besteht, sich allmälig an allen Punkten des Systems Druckgleichheit herstellen. Werden nun die Klemmen entfernt und erfolgt eine Systole des Ventrikels, so wird unmittel-

bar eine Ungleichheit des im Gefässsystem herrschenden Druckes gesetzt. Dadurch, dass das Herz in die bereits gespannten Arterien ein neues Blutquantum hineinwirft, welches die Arterienwandungen noch stärker ausdehnt und infolge davon einen stärkeren Gegendruck seitens der elastischen Wandung rege macht, wird der Druck in den Arterien vermehrt, dagegen gleichzeitig Dank der mit der Kammersystole zusammenfallenden Vorhofsdiastole, während deren Blut aus den Venen eingesogen wird, der Druck in den Venen erniedrigt. Die Folge dieser durch eine Systole erzeugten Druckdifferenz in den Arterien und Venen ist, dass das Blut von den Arterien durch die Capillaren nach den Venen abfliessen muss, bis die Druckdifferenz an allen Stellen des Systems ausgeglichen ist. Gingen die Arterien durch relativ weite Röhren direct in die Venen über, so würde die Ausgleichung der Druckdifferenz so schnell vor sich gehen, dass vor Beginn der nächsten Ventrikelsystole der Druck im ganzen Gefässsystem der gleiche wäre; indem das nämliche Spiel sich bei jeder Systole wiederholt, würde so eine stossweise intermittirende, periodische Bewegung des Blutes zu Stande kommen. Infolge der ungeheuren Widerstände aber, welche der Bewegung des Blutes durch die vielen Winkel und Biegungsstellen an den Arterien, durch die Reibung in den kleinsten Arterien und vollends durch die enorme Reibung innerhalb des engmaschigen dichten, den feinsten Poren vergleichbaren Capillarnetzes gesetzt sind, wird die Ausgleichung der Druckdifferenz so sehr verlangsamt, dass sie nie vollendet ist zur Zeit, wo eine neue Kammersystole beginnt, oder mit anderen Worten: zur Ausgleichung der durch eine Kammersystole und gleichzeitige Vorhofsdiastole erzeugten Druckdifferenz bedarf es längerer Zeit, als das Intervall zwischen zwei Kammersystolen beträgt. Es findet also die nunmehr beginnende nächstfolgende Kammersystole das Blut noch in Bewegung zur Ausgleichung der durch die vorhergehende Systole gesetzten Druckdifferenz; da sie selbst durch Einpressen eines Blutquantums in die Arterien eine neue Druckdifferenz bewirkt und auch diese nicht ausgeglichen ist, bis die nachfolgende Systole wieder beginnt, so entsteht eine continuirliche Bewegung. Je häufiger sich die Systolen in einer bestimmten Zeit wiederholen, desto grösser muss nothwendiger Weise die Spannung und Füllung der Arterien, desto kleiner die Spannung und Füllung der Venen werden, also hängt die Spannung und Füllung der Arterien ceteris paribus von der Häufigkeit der Kammersystolen oder von der Herzfrequenz ab. Je höher die Spannung der Arterien wird, je grösser also die Druckdifferenz zwischen Arterien und Venen, desto mehr Blut wird in der Zeiteinheit durch die Capillaren nach den Venen hin abfliessen. Hat schliesslich durch die in den Arterien angestaute Blutsäule die Druckdifferenz eine solche Höhe erreicht, dass sie im Stande ist, in dem Intervall zweier Systolen die gleiche Blutmenge durch die Capillaren in die Venen hinüberzutreiben, als durch jede einzelne Systole in die Arterien hineingepresst wird,

dann geht der Kreislauf nicht nur continuirlich, sondern auch gleichförmig vor sich, es besteht dann „dynamisches Gleichgewicht“ (S. 3). Da die in's Herz einmündenden Enden der Venenstämme weiter und dehnbarer sind als die Anfänge der Arterien, so muss nach Donders, wenn das Herz die gleich grosse Blutmenge aus ersteren in letztere hinübertreibt, der arterielle Druck stärker wachsen, als der venöse abnimmt; also erhöht die Herzthätigkeit zugleich den mittleren Druck im Kreislaufsystem.

Fig. 9.



Schema des Kreislaufs nach E. H. Weber.

Diese Mechanik erläutert Weber durch ein sinnreiches Schema (Fig. 9). Das Herz H wird von einem starkwandigen Gummiballon repräsentirt; mit ihm in wasserdichter Verbindung stehen zwei Glasröhren b und b, in welche eine Klappenvorrichtung K und K' nach Art der Segelventile (S. 31) eingefügt ist; bei c setzen sich die den Chordae tendineae vergleichbaren, das Umschlagen der Zipfel verhütenden Fäden d an. Die Klappen gestatten dem Blut nur in der Richtung der Pfeile den Durchtritt, während sie von dem nach entgegengesetzter Richtung strebenden Blut verschlossen werden. AA stellen die Arterien, VV die Venen vor; die Länge der venösen Bahn ist im Verhältniss mindestens zweimal so gross zu denken. Das zwischen Arterien und Venen eingeschaltete Glasrohr C, in welches ein engmaschiger Schwamm eingefügt ist, stellt das Capillargefässsystem vor. Das ganze Röhrensystem wird mit Wasser so weit gefüllt, dass es mässig gespannt ist, und dann die Herzthätigkeit durch periodisches Zusammendrücken des Gummiballons nachgeahmt. Man kann sich an dem Schema ausser von den einzelnen Bedingungen für das Zustandekommen des Kreislaufs (Druckdifferenz in Arterien und Venen, Zunahme der Füllung in den Arterien, Abnahme in den Venen; Bedeutung der Frequenz der Herzschläge für die Erzeugung der continuirlichen und der gleichförmigen Strömung u. s. f.) auch noch von den Verhältnissen der Schlauchwellen überzeugen. Man sieht, dass eine durch einmalige Compression des Gummiballons in den Arterien AA erzeugte Schlauchwelle sich nicht durch die Capillaren C hindurch nach den Venen VV zu fortpflanzt (S. 49), dass ferner zur Fortpflanzung der Welle Zeit erforderlich ist der Art, dass eine durch Zusammendrücken

von H erzeugte Schlauchwelle mit einer, noch vom blossen Auge wahrnehmbaren Geschwindigkeit von b durch AA in der Richtung der Pfeile fortschreitet (S. 47).

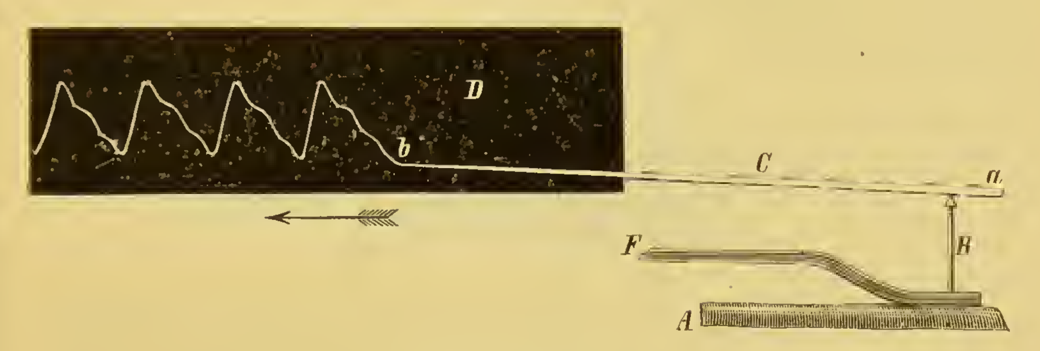
Pulswelle. Jede Kammersystole erregt durch das Einpressen des in dem Ventrikel enthaltenen Blutes in die gefüllten Arterien eine Bergwelle, die das Arterienrohr entlang peripherwärts läuft und die Ursache der stossweisen Beschleunigung ist, welche die im übrigen Gefässsystem continuirliche und gleichförmige Bewegung in den Arterien erfährt. Damit ist zugleich eine vermehrte Füllung und Spannung der Arterien verbunden. Erstere manifestirt sich sichtbar oder noch besser fühlbar durch eine vorübergehende Umfangszunahme der Arterienwand, letztere durch eine vermehrte Resistenz, welche die Arterie dem sie zusammendrückenden Finger bietet. Den jeder Kammersystole entsprechenden periodischen Stoss, welchen der auf eine oberflächlich verlaufende Arterie aufgelegte Finger fühlt, bezeichnet man als Puls. Der Puls ist also zugleich der Ausdruck für die die Arterien entlang laufende positive Welle; da diese aus bereits erörterten Gründen in den Capillaren erlischt (S. 49), kommt begreiflicher Weise die Erscheinung des Pulsirens nur den Arterien zu. Da der Puls der Ausdruck der Bergwelle ist, welche als beulenartige Anschwellung von Querschnitt zu Querschnitt läuft, so braucht er eine gewisse Zeit, um von seinem Ausgangspunkte, dem arteriellen Herzostium zu den Capillaren zu gelangen, und diese Zeit, die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Pulswelle hat E. H. Weber zu rund 9 Mtr. in der Secunde gefunden. Nun ist die Zeit, welche die Welle braucht, um einmal um ihre Länge fortzuschreiten, gleich der Dauer der erregenden Ursache, der Kammersystole; mit dem Beginn der letzteren hebt die Welle in der Aorta an und nimmt ihr Ende, sobald die Kammersystole aufhört. Da nun die Systole beim Menschen etwa $1/_3$ Secunde dauert, so ergiebt sich die Wellenlänge zu $9 \times 1/_3$ oder rund 3 Mtr. Nun ist aber selbst die grösste Entfernung vom Aortenursprung bis zum Anfang der Capillaren des Fusses erheblich kleiner als 3 Mtr.; es hat also nie die gesammte durch eine Systole erregte Welle auf einmal in der Arterienbahn Platz, d. h. der Wellenanfang ist bereits dicht vor den Capillaren vernichtet, ehe das Ende den Aortenursprung verlässt.

Weber fand, dass der Puls in der Art. dorsalis pedis des Menschen $1/_7$ Sec. später erscheint, als in der Art. maxillaris ext. Im Mittel aus einer Reihe von Messungen ist die Dorsal. ped. um rund 1,3 Mtr. weiter vom arteriellen Herzostium entfernt, als die Maxillaris. Zum Durchlaufen dieses Weges hat die Welle eine Zeit gebraucht gleich der Zeitdifferenz des Pulses, $1/_7''' = 0{,}143'''$; da die Geschwindigkeit gleich ist dem durchlaufenen Raum dividirt durch die Zeit, so beträgt dieselbe $\frac{1{,}3}{0{,}143} = 9{,}1$ Mtr. Zu ähnlichen Werthen (8,4—9,4 Mtr.) sind mit verbesserten Hilfsmitteln neuerdings Moens und

Grashey gelangt. Für den Hund beträgt die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Pulswelle nach Grunmach nur $4^3/_4$ Mtr.

Die pulsatorische Querschnittszunahme der Arterie, welche nach Ablauf der Welle wieder zu ihrer ursprünglichen Weite zurückkehrt, kann man an freigelegten oder oberflächlichen Arterien sehr gut mittels des Gefühls, häufig auch mittels des Gesichtes erkennen, so z. B. beim Menschen an der unter der dünnen Stirnhaut liegenden Art. temporalis. Zur schärferen Bestimmung der durch den Puls bedingten Veränderungen am Arterienrohr und ihres zeitlichen Ablaufes dienen selbstregistrirende Apparate (S. 39), Sphygmographen (Pulsschreiber).

Fig. 10.

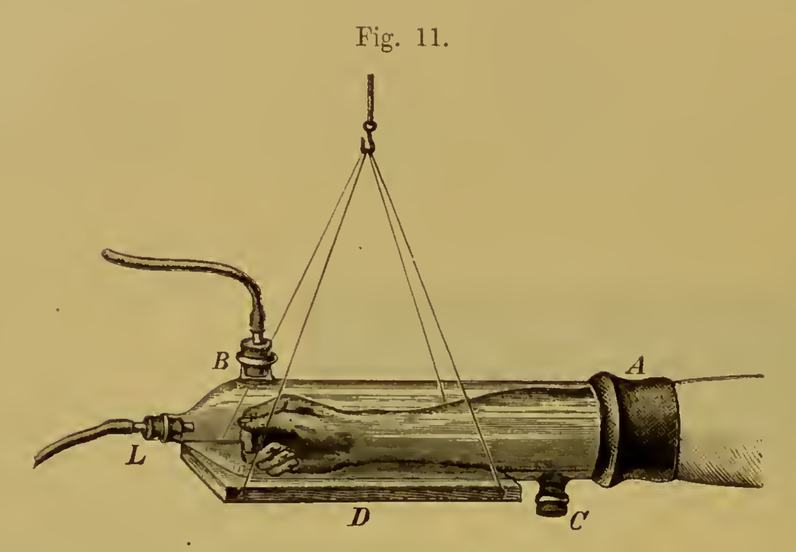


Sphygmograph von Marey.

Das Princip derselben (in Fig. 10 ist Marey's Sphygmograph schematisch dargestellt) besteht im Allgemeinen darin, dass ein an die Arterie A durch eine stählerne Feder, welche die Arterie halb comprimirt, angedrücktes Stäbchen B, welches mit jeder An- und Abschwellung der Arterie sich hebt resp. senkt, seine Bewegung einem langen einarmigen möglichst leichten Hebel aCb überträgt, an dem es nahe dessen Drehpunkt a angreift. Das andere freie Ende b des Fühlhebels macht eine um so grössere Excursion, als die Länge des Hebels die Entfernung des Drehpunktes a vom Angriffspunkt des Stäbchens B übertrifft (S. 40). Die Spitze des Fühlhebels verzeichnet ihre Excursionen auf eine durch ein Uhrwerk mit gleichmässiger Geschwindigkeit in der Richtung des Pfeiles vorüberbewegte berusste Scheibe D. In der Figur sehen wir eine so verzeichnete Pulscurve „Sphygmogramm", vier Pulsen entsprechend. Jede Erhebung mit nachfolgender Senkung entspricht dem Ablauf einer Pulswelle und zwar jene der Anschwellung, diese der Abschwellung der Arterie. Man sieht aus der Steilheit des ansteigenden Theiles der Curve, dass die Arterie rasch das Maximum ihrer Umfangszunahme durch den Puls erlangt, dagegen erheblich langsamer zu ihrem ursprünglichen Volumen wiederabschwillt. In dem absteigenden Theil der Curve sieht man regelmässig noch eine, häufig sogar zwei kleine Erhebungen; man bezeichnet danach den Puls als doppelschlägig, dicrot resp. dreischlägig oder tricrot. Die Dicrotie oder richtiger die Einsenkung, welche der Wiedererhebung vorangeht, ist nach A. Fick dadurch bedingt, dass mit Beginn der Diastole der Kammer der Druck in letzterer auf Null absinkt, während die Semilunarklappen noch

offen stehen; dadurch muss eine negative Welle (S. 48) entstehen, welche sich in den Arterien peripherwärts fortpflanzt. Auch das aus der Arterie spritzende Blut verzeichnet auf einer vorbeibewegten Papierfläche eine dicrote Curve (Haemautographie nach Landois). Die weiteren kleinen Erhebungen sind wohl auf elastische Nachschwingungen der Arterienwand zurückzuführen (Elasticitätselevationen).

Fig. 11.



Plethysmograph von Mosso.

Die systolischen und diastolischen Volumschwankungen der Arterien werden auch von den Hydrosphygmographen oder besser Plethysmographen registrirt, zugleich auch der Blutgehalt und dessen Schwankungen in einer Extremität. Mosso's Apparat (Fig. 11) besteht aus einem länglichen, mit Wasser gefüllten Glascylinder, welcher den Vorderarm aufnimmt, um den die Gummimanchette A wasserdicht schliesst; der Behälter ruht auf einem Brettchen D, das an der Decke aufgehängt ist, um die Schwankungen der Versuchsperson auszuschliessen. Tubulus L führt zu einem Druckgefäss, B communicirt mit einer Marey'schen Registrirtrommel (Fig. 7, T, S. 39), auf welche die Schwankungen des Wasserniveaus übertragen werden, die der Schreibhebel auf eine rotirende Trommel (etwa wie Fig. 7, R) registrirt. Ausser den, den Pulsen entsprechenden sog. pulsatorischen Volumschwankungen zeigen die plethysmographischen Curven noch die respiratorischen, von den Athmungsphasen herrührenden Schwankungen und die dikrotische Elevation.

Pulsfrequenz. Alles, was oben (S. 41) über die Frequenz der Schläge des Herzens angeführt worden ist, bezieht sich ebenso auf die Pulsfrequenz, da der Puls der sicht- und fühlbare Ausdruck der Ventrikelsystole an den Arterien ist. Der Puls lässt sich durch Befühlen oberflächlich gelegener und gegen eine Unterlage andrückbarer Arterien leicht zählen, beim Menschen durch Befühlen der Art. radialis dicht oberhalb des Handgelenks, beim Pferde und Rind durch Befühlen der Art. maxillaris ext., da wo sie sich um den hinteren Rand des Unterkiefers herumschlägt, oder der Art.

cubitalis mitten auf der Höhe des Ellbogengelenkes; beim Hunde benutzt man hierzu die Art. carotis am Halse in der Nähe des Kehlkopfes. Bei noch kleineren Säugethieren benutzt man die Art. cruralis, die auch beim Hunde sehr geeignet ist, oder man zählt den Herzschlag mittels der auf die Herzgegend aufgelegten Hand.

Ausser der Frequenz ermöglicht die Befühlung des Pulses noch ein Urtheil über dessen Grösse, Schnelligkeit und Härte. In Bezug auf die Hebung oder Excursion, welche die Arterie unter dem aufgelegten Finger macht, unterscheidet man einen grossen (P. magnus) und einen kleinen Puls (P. parvus); die Grösse ist ein Maass für die bei einer Systole aus dem Ventrikel entleerte Blutmenge (Schlagvolum, S. 35). Je nachdem die Excursion rasch oder langsam gegen den Finger andringt, unterscheidet man den schnellen (P. celer) und den trägen Puls (P. tardus); man gewinnt dadurch eine Vorstellung von der Zeit, während deren sich die systolische Umformung des Ventrikels vollzieht. Lässt sich die Arterie nur schwer mit dem Finger zusammendrücken, so nennt man den Puls hart (P. durus); im entgegengesetzten Fall weich (P. mollis); die Härte ermöglicht eine ungefähre Abschätzung des in der Arterie herrschenden mittleren Blutdruckes (S. 63).

Stromgeschwindigkeit des Blutes. So lange der Zufluss vom Herzen constant bleibt und so lange die Widerstände der Strombahn sich nicht ändern, ist der Blutstrom in einem gleichmässigen Zustand, den man den „stationären" nennt. Da das Blut, wie die tropfbaren Flüssigkeiten überhaupt, so gut wie incompressibel ist und stets das Gefässrohr vollständig erfüllen muss, eine Dehiscenz der einzelnen Flüssigkeitsschichten also nicht eintreten kann, muss, bei stationärem Zustand des Blutstromes, durch jeden gegebenen Querschnitt eines wie immer gestalteten Röhrensystems, in welchem das Blut strömt, dieselbe Blutmenge hindurchfliessen (S. 45). Demnach wird ceteris paribus die Stromgeschwindigkeit umgekehrt proportional dem Querschnitt sein müssen d. h. in dem Maasse abnehmen, als der Gefässquerschnitt zunimmt und umgekehrt. Daraus geht schon hervor, dass, da von der Aorta resp. Pulmonalarterie peripherwärts der Gesammtquerschnitt infolge der zahlreichen Verästelungen sich vergrössert (S. 45) und die Erweiterung des Querschnitts in den Capillaren ihr Maximum erreicht, die Stromschnelle in entsprechendem Maasse von den Arterien bis zu den Capillaren abnehmen und in letzteren ihren niedrigsten Werth erreichen muss. Umgekehrt wieder in dem Maasse, als sich beim Uebergang der Capillaren in die Venenwurzeln und vollends beim Zusammenfluss der kleineren Venen zu den grösseren Venen der Gesammtquerschnitt allmälig verkleinert, nimmt die Stromgeschwindigkeit successive zu und erreicht in den dem Herzen nächsten Venen, den Hohlvenen, ihren höchsten Werth, der nahe kommen muss dem in der Aorta, wenngleich er diesen nicht erreicht, weil die Capacität der Venen immer grösser ist, als die der Arterien, sind doch in der Regel für je eine Arterie zwei

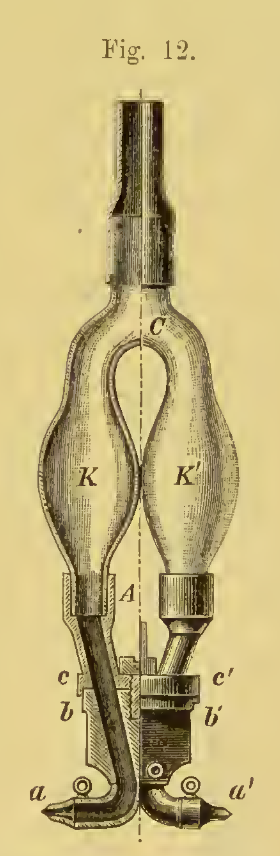
Venen vorhanden, und weil die Wandungen der Venen relativ schlaffer, dünner und leichter dehnbar sind als die der Arterien. Die Bestätigung dieser theoretischen Betrachtungen liefert die mikroskopische Beobachtung des Blutlaufs in der Schwimmhaut oder im Mesenterium des Frosches. Hier sieht man den Strom in den kleinen Venen und Capillaren gleichförmig ablaufen, aber in den Venen mit einer viel grösseren Geschwindigkeit als in den Capillaren. In den kleinen Arterien erfolgt die Strömung sehr schnell, aber neben der continuirlichen Strömung beobachtet man eine periodische stossweise Beschleunigung des Blutstromes, entsprechend der durch die Herzsystole erregten und die Arterien herablaufenden Bergwelle. Wenn man daher von der Stromgeschwindigkeit in den Arterien spricht, so meint man die mittlere Geschwindigkeit, d. h. das Mittel aus der continuirlichen gleichförmigen Strömung und ihrer periodischen Beschleunigung.

In kleineren Arterien oder Venen des Frosches sieht man unter dem Mikroskop den Blutstrom deutlich geschieden in einen, die rothen Blutkörperchen führenden Axenstrom und in einen klaren, von rothen Blutkörperchen freien, aber farblose Zellen führenden Wandstrom. Im Axenstrom rollen die rothen Blutkörper dichtgedrängt, sämmtlich mit ihrem grossen Durchmesser in der Längsaxe des Blutgefässes, schnell dahin, in der Wandschicht bewegen sich die farblosen Blutzellen längs der Gefässwand sehr träge und zwar etwa 10 mal langsamer als die rothen Blutkörper des Axenstroms. Schon oben (S. 44) ist erörtert worden, dass bei einer jeden in einer Röhre strömenden Flüssigkeit in der Mitte die Geschwindigkeit am grössten ist, von da nach der Peripherie zu abnimmt und in der die Wand benetzenden Schicht gleich Null ist. Wegen ihres gegenüber den rothen Blutkörpern viel geringeren spec. Gewichtes gerathen die farblosen Zellen in den Wandstrom.

Bei der mikroskopischen Beobachtung des Blutlaufs beim Frosch kann man, wie dies E. H. Weber zuerst gethan, die Stromgeschwindigkeit in den Capillaren messen, indem man die Weggrösse bestimmt, die ein bestimmtes rothes Blutkörperchen in einer Secunde zurücklegt: man findet sie zu 0,5 bis 0,6 Mm. Beim Warmblüter, so in der durchsichtigen Flughaut der Fledermaus und in dem Mesenterium von Meerschweinchen und Kätzchen, ist sie grösser und beträgt etwa 0,8 Mm. in der Secunde. In der Vena jugularis des Pferdes hat A. W. Volkmann die Stromgeschwindigkeit zu 225 Mm., in der Carotis zu 300 bis 400 Mm. gefunden; demnach dürfte sie in der Aorta rund 500 Mm. betragen. Es ist die Geschwindigkeit in der Aorta zweimal so gross als in den Hohlvenen und rund 600 mal so gross als in den Capillaren. Daraus würde sich ergeben, dass das Strombett von dem Ursprung der Aorta bis zu den Capillaren um etwa das 600 fache zunimmt. Wenn auch diese Zahl nur annähernd genau ist, so giebt sie doch wenigstens eine Vorstellung von der ungeheuren Zunahme des Gesammtquerschnittes der Strombahn in den Capillaren.

Methoden zur Bestimmung der Geschwindigkeit der Blutströmung. Die einen von ihnen messen die mittlere Geschwindigkeit an einem bestimmten Gefässquerschnitt ohne Berücksichtigung der durch die Systole und Diastole hervorgebrachten Schwankungen, so Volkmann's Haemodrometer und C. Ludwig's Stromuhr. Das Haemodromometer (1850) besteht aus einer U-förmigen mit starker Sodalösung (zur Verhütung der Blutgerinnung) gefüllten Glasröhre, deren freie Enden wasserdicht in eine Messingröhre eingefügt sind. An dieser befindet sich genau an den Stellen, wo die Röhrenschenkel eingelassen sind, je ein anderthalbfach durchbohrter Hahn, welcher einmal so gestellt werden kann, , dass, nachdem die Enden eines durchschnittenen Gefässes z. B. der Carotis des Pferdes über die Endstücke der Messingröhre festgebunden sind, das Blut durch die Oeffnung beider Hähne ungestört die Messingröhre passiren kann. Mit Hilfe von Zahnrädern können aber auch beide Hähne gleichzeitig so gedreht werden , dass das Blut geswungen ist, das U-förmige Glasrohr zu durchlaufen. Bei der scharfen Markirung der Grenze zwischen Sodalösung und Blut kann man so die Zeit bestimmen, welche das Blut zum Durchlaufen der Glasröhre, deren Länge bekannt ist, braucht. Indess ergiebt diese Methode nur einen unteren Grenzwerth für die Geschwindigkeit der Blutströmung, denn einmal muss die in Ruhe befindliche Sodalösung durch den Blutstrom erst in Bewegung gesetzt werden, wodurch ein Theil der Geschwindigkeit verzehrt wird, ferner erzeugt das enge Glasrohr mit seiner Krümmung selbst einen nicht unerheblichen Widerstand. Die Stromuhr (Fig. 12), gewissermassen eine verbesserte Modification des Haemodromometer, misst die Blutmenge, welche in bestimmter Zeit durch ein Glasgefäss von bekanntem Rauminhalt hindurchgeht. Zwei oben durch einen gemeinschaftlichen Hals C verbundene birnförmige Glasgefässe K und K', deren Inhalt bis zu einer Marke bekannt ist, sind unten in eine Messingscheibe cc' gefasst, die auf der genau abgeschliffenen Oberfläche eines in zwei Röhren auslaufenden Messingstückes bb' wasserdicht um 180⁰ drehbar ist. Durch die Messingscheibe und das Messingstück gehen Canäle, welche die Verbindung des Hohlraumes der Glasgefässe mit den Röhren des Messingstückes herstellen. Das eine Rohr a wird in das centrale, das andere a' in das periphere Ende einer durchschnittenen Arterie, z. B. Carotis vom Hund, eingebunden, sodass der Blutstrom beide Flaschen durchsetzen kann. Die an das periphere Gefässende anstossende Glasbirne K' ist mit defibrinirtem Blut, die andere K mit Oel gefüllt. Sobald das Blut aus dem centralen Gefässende in das Oelgefäss einströmt, wird das Oel fortgetrieben und verdrängt das defibrinirte Blut aus der anderen Birne in den peripheren Theil des Blutgefässes. Sobald die vorher mit Blut erfüllte Birne ganz mit Oel gefüllt

Fig. 12.

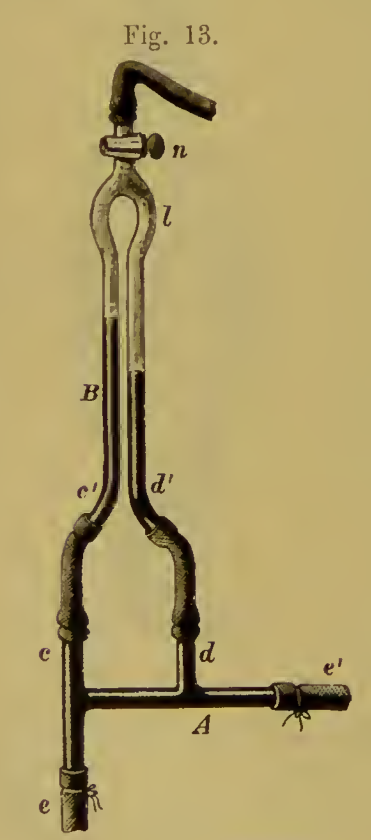


Ludwig's Stromuhr.

ist, dreht man den Apparat mit Hilfe eines Knopfes um 180°, dadurch kommt nun wieder die jetzt mit Oel gefüllte Birne mit dem centralen Gefässende in Verbindung, es wird wiederum das Oel durch das einströmende Blut in die andere Birne verdrängt u. s. f. Die Zeit, welche verfliesst, bis die eine Birne infolge der eindringenden Blutmenge ihren Oelinhalt in die andere entleert hat, misst die Geschwindigkeit, mit welcher die Blutmasse in der betreffenden Gefässprovinz (hier Carotis des Hundes) sich bewegt. Es hat sich nun herausgestellt, dass diese Blutmenge für die verschiedenen Gefässprovinzen eine ganz variable ist, ja selbst in demselben Blutgefäss schwankte die in der Zeiteinheit hindurchströmende Blutmenge zwischen sehr weiten Grenzwerthen. Es ist dies wohl darauf zu deuten, dass die Durchgängigkeit und Capacität des Gefässsystems von dem Contractionszustand der peripheren kleinen Arterien abhängig ist. Aus den Bestimmungen von Ludwig und Dogiel ergiebt sich für die Carotis des Hundes eine Geschwindigkeit von 270—490, im Mittel von 380 Mm.

Andere Apparate lassen auch die zeitlichen Schwankungen der Strömungsgeschwindigkeit erkennen. Vierordt's Haemotachometer (1858) besteht aus einem kleinen hohlen, mit starker Sodalösung gefüllten Kästchen, an dessen Seitenwänden sich je ein conischer Röhrenansatz findet, der in das centrale resp. periphere Ende eines Blutgefässes eingebunden wird, sodass der kleine Apparat in den Lauf des Blutstromes eingeschaltet ist. In dem Kästchen hängt ein kleines Pendel vertical herab, das durch eine in die vordere Wand des Kästchens eingelassene Glasscheibe von aussen sichtbar ist. Lässt man aus dem Gefäss das Blut in den Apparat strömen, so wird das Pendel abgelenkt und zwar um so stärker, je schneller das Blut hindurchströmt. Die Grösse der Ablenkung wird an einem empirisch zu graduirenden Gradbogen abgelesen. Es zeigt sich hier, dass das Pendel nie in seiner Ruhelage ist, es schwingt immer hin und her, bei jeder Systole wird es stärker abgelenkt, bei jeder Diastole sinkt es ein wenig zurück. Der Haemodromograph von Chauveau und Lortet besteht aus einer Metallröhre, die ebenfalls zwischen die Enden eines durchschnittenen Gefässes eingeschaltet wird. Die Röhre hat eine kleine viereckige, durch eine Kautschukplatte verschlossene Oeffnung; durch diese Platte ist, etwa bis in die Mitte des Gefässlumens hineinreichend, ein ruderförmiges Stäbchen hindurchgesteckt, dessen ausserhalb des Gefässes befindliches freies Ende die durch den Blutstrom dem in der Röhre befindlichen kürzeren Hebelarm des Stäbchens ertheilten Ablenkungen in vergrössertem Maassstabe auf eine vorbeibewegte berusste Papierfläche aufzeichnet. Beim Pferde fand sich so in den grossen Arterien nahe dem Herzen während der Systole eine Geschwin-

Fig. 13.



Cybulski's Photohaemotachometer.

digkeit von 520 Mm., am Anfang der Diastole 220 Mm. und am Ende derselben unmittelbar vor der nächsten Systole sogar nur 150 Mm.

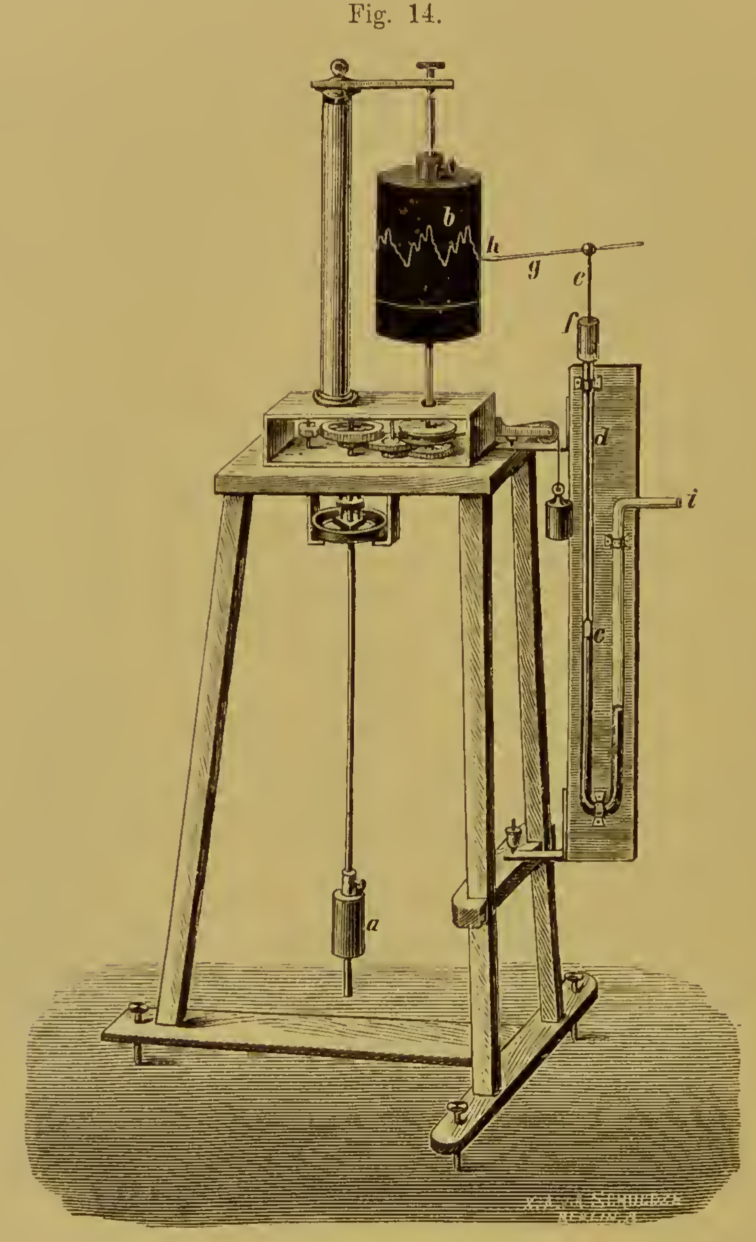
Endlich hat in neuester Zeit Cybulski das Princip der Pitot'schen Röhre zur graphischen Darstellung der Stromgeschwindigkeit benutzt, das Photohaemotachometer (Fig. 13). Schaltet man zwischen das centrale e und periphere Ende e' einer durchschnittenen Arterie zwei senkrechte, unten knieförmig abgebogene Röhren hinter einander so ein, dass die eine cc' ihre Mündung gegen die Strömung kehrt, während die Mündung der anderen dd' entgegengesetzt gerichtet ist, so steigt die Flüssigkeit in der ersten Röhre cc' höher als in der zweiten dd'; die Differenz der beiden Höhen ist eine Function der Stromgeschwindigkeit. Da die Niveaus in beiden Röhren zu schnell schwanken, als dass das Auge ihnen folgen könnte, hat Cybulski dieselben photographisch aufgenommen. In der Art. femoralis fand er während der Systole eine Geschwindigkeit von 356, am Anfang der Diastole von 300 und am Ende derselben nur von 177 Mm.

In welcher Zeit geht die ganze Blutmasse durch das Herz hindurch? Da ein Ventrikel etwa $^1/_{60}$ des Gesammtblutes bei einer Systole fördert (S. 35), so werden rund 60 Systolen die ganze Blutmasse austreiben. Die dafür erforderliche Zeit berechnet sich aus der (mittleren) Schlagzahl des Herzens (S. 41), für den Menschen auf 56, für das Pferd auf 100, für das Rind auf 80, für den Hund auf 40 und für das Kaninchen auf 26 Secunden, oder mit anderen Worten: Eine der gesammten Blutmasse gleiche Blutquantität passirt beim Pferd in $1^3/_5$, beim Rind in $1^1/_3$, beim Menschen in $^{14}/_{15}$, beim Hund in $^2/_3$ und beim Kaninchen in $^2/_5$ Minute das Herz.

Dauer des Kreislaufes. Die Geschwindigkeit der Blutströmung unterliegt an den verschiedenen Stellen des Gefässsystems einem ausserordentlichen Wechsel ihrer Grösse. Es fragt sich nun, wie lange Zeit braucht ein Bluttheilchen, um von einem Punkt des Körpers auslaufend innerhalb der Gefässbahnen zu demselben Punkt wieder zurückkehren zu können. Man nennt diese Zeit wohl auch die Umlaufszeit des Blutes. Diese Frage hat Eduard Hering (1829) in sinniger Weise gelöst. Die Umlaufszeit entspricht derjenigen Zeit, die ein Theilchen der dem Blute zugesetzten Probeflüssigkeit für den einmaligen ganzen Kreislauf auf dem kürzesten der möglichen Wege und in der axialen Schicht grösster Geschwindigkeit (S. 44, 56) sich bewegend braucht. Hering injicirte Pferden in das centrale Ende der V. jugularis ext. eine Lösung von Ferrocyannatrium, einem in mässiger Gabe unschädlichen Salz, das mit Eisenchlorid das auch noch in denkbar grösster Verdünnung scharf erkennbare Berlinerblau giebt, und prüfte dann das Blut, welches er aus der, in die Jugularvene der anderen Seite eingebundenen Canüle durch einen Hahn in mit Eisenchlorid beschickte, von 5 zu 5 Secunden gewechselte Näpfchen ausfliessen liess, wann zuerst Ferrocyansalz an dieser, dem Ausgangspunkte gleichwerthigen Stelle wieder zum Vorschein kömmt. So fand sich beim Pferde diese Zeit im Mittel zu etwa 31 Secunden. Vierordt (1858) hat die Methode dadurch wesentlich verbessert, dass er die Näpfchen auf eine mit gleichmässiger Geschwindigkeit rotirende Scheibe, etwa wie die Trommel des Kymographion (Fig. 14, b, S. 60), anbrachte, sodass nach je $^1/_2$ Secunde

ein neues Näpfchen unter die Ausflusscanüle rückte. So fand er die Umlaufszeit des Blutes bei Hunden zu 15—17, bei Ziegen zu 14, bei Kaninchen zu 8 und beim Eichhörnchen zu $4^1/_2$ Secunden und berechnete daraus für den Menschen die Umlaufszeit des Blutes auf etwa 23 Sec.; höchst wahrscheinlich ist sie viel länger.

Fig. 14.



Kymographion von **Ludwig**.

Druck oder Spannung des Blutes im Gefässsystem. Sind die Druckdifferenzen im Gefässsystem die Ursache der continuirlichen Strömung des Blutes, des Kreislaufs (S. 49), so muss der Druck im Gefässsystem von den Arterien durch die Capillaren nach den Venen successive abnehmen und in den dem Herzen

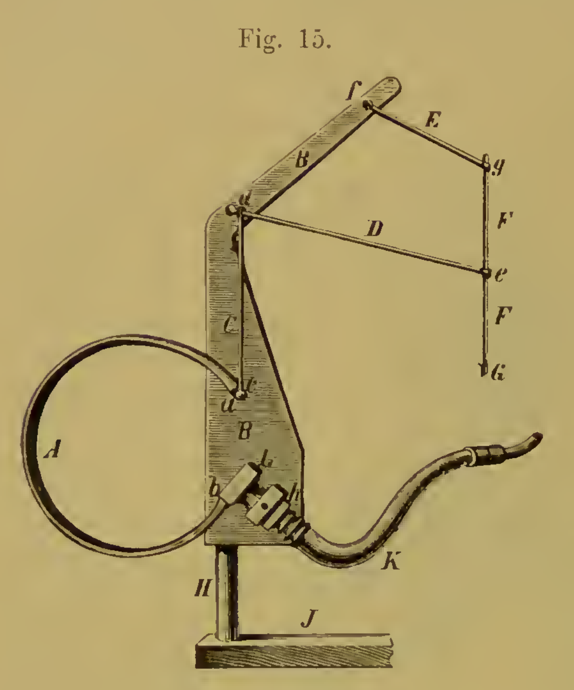
benachbarten Hohlvenen bis auf eine verschwindende Grösse absinken. Dieser Hauptsatz der Weber'schen Kreislauflehre ist in der That durch die Blutdruckmessungen bestätigt worden. Da nach hydrodynamischen Principien der Druck in einer Flüssigkeit sich überallhin gleichmässig fortpflanzt, also an allen Punkten eines gegebenen Röhrenquerschnittes derselbe ist, misst man manometrisch den Seitendruck (S. 44) d. h. den Druck, welchen das Blut gegen die Gefässwand ausübt.

Stephan Hales (1733) bestimmte den Druck, indem er, wie bei der Messung des Ausflussdrucks in starren Röhren (S. 44), das Blut selbst in einer mit dem Gefäss seitlich communicirenden verticalen Glasröhre in die Höhe steigen liess; das Blut steigt so lange auf, bis der Druck der Blutsäule im Manometer der Spannung des Blutes im Gefässrohr das Gleichgewicht hält. Poiseuille (1828) bediente sich eines zweischenkligen, mit Quecksilber gefüllten Manometers, dessen kürzerer Schenkel mittels eines Ansatzstückes mit einer Arterie centralwärts verbunden wurde. Er nannte die Vorrichtung: Blutdruckmesser, Haemodynamometer. Um bei der Druckbestimmung den Blutlauf nach den Capillaren nicht zu stören und anderseits die Gerinnung des Blutes im Ansatzstück zu vermeiden, fügte C. Ludwig (1847) das Manometerrohr mittels einer ⊢-förmigen Canüle seitlich in die Arterie ein, sodass der Apparat gewissermassen einen Seitenzweig bildet, auf den die strömende Blutmasse wirkt, und füllte den Raum zwischen der Canüle und der Quecksilberoberfläche mit starker Soda- oder Magnesiumsulfatlösung (S. 9). Da ferner der Blutdruck fortwährend auf- und abschwankt, und zwar so rasch, dass das Auge der auf- und abwogenden Quecksilbersäule kaum zu folgen vermag, machte Ludwig aus dem Haemodynamometer auf höchst sinnige Weise einen Registrirapparat, bei welchem die Quecksilbersäule im Manometer ihre Schwankungen selbst aufzeichnet. Dieser Apparat heisst Kymographion oder Wellenzeichner (Fig. 14). Auf dem Quecksilberspiegel des längeren Manometerschenkels d schwebt ein kleiner leichter Glas- oder Elfenbeincylinder c, der oben in einen dünnen Stahldraht übergeht. Dieser „Schwimmer" c bewegt sich in einer leichten Führung f; oben bei e trägt er eine leichte Zeichenfeder g, welche die Bewegung des Schwimmers, also auch die Schwankungen der Quecksilbersäule mittels der Spitze h auf eine durch ein Uhrwerk mit gleichmässiger Geschwindigkeit in Rotation erhaltene Trommel b verzeichnet. Das Kymographion giebt im Allgemeinen die Werthe des Mitteldruckes richtig an, nur ungenau die Höhe und den zeitlichen Ablauf der Einzelschwankungen, wie sie den Pulswellen entsprechen, weil die Quecksilbersäule, einmal aus der Gleichgewichtslage herausgebracht, in Eigenschwingungen geräth, die mit den Blutwellen des Pulsschlages interferiren.

A. Fick hat deshalb einen anderen Apparat nach dem Princip des Bourdon'schen Metallmanometer ersonnen, das Hohlfedermanometer (Fig. 15). Eine C-förmig gekrümmte Hohlfeder aus dünnem Metallblech hat die Eigenschaft, dass sie sich, wenn in ihrem Innern der Druck erhöht wird, aufbiegt und ihre Krümmung verringert und bei Herabsetzung des Innendrucks sich stärker krümmt. Eine solche mit Alcohol gefüllte, hohle Messingfeder A stellt das Manometer vor. Diese bei a geschlossene Feder hat an ihrem befestigten Ende b eine Oeffnung, welche durch ein, mit conc. Sodalösung ge-

fülltes Bleirohr K mit dem Blutgefäss in Verbindung steht, das andere freie Ende a der Feder trägt ein sehr leichtes Hebelsystem C D E F aus Schilf, welches die durch die Druckschwankungen im Innern der Feder bedingten kleinen Excursionen des freien Endes a auf einen vertical geführten Schreibstift G in vergrössertem Maassstabe überträgt; letzterer verzeichnet dieselben auf die rotirende Trommel des Kymographion. Da die Trägheit und die Eigenschwingungen des Apparates so gut wie Null sind, so erhält man eine genaue Wiedergabe der zeitlichen Verhältnisse und der relativen Grösse der Druckschwankungen, nicht aber die absolute Druckhöhe, letztere nur auf dem Umwege empirischer Graduirung des Apparates mit einem Hg-Manometer.

Fig. 15.



Hohlfedermanometer von Fick.

Als noch geeigneter zur treuen Wiedergabe nicht nur der Druckwerthe und deren Schwankungen, sondern auch des zeitlichen Verlaufes derselben haben sich die elastischen Manometer erwiesen, welche nach dem Princip der Marey'schen Registrirtrommel (s. Fig. 7, T, S. 39) Hürthle sowie Gad und Cowl construirt haben, nur dass sie, anstatt mit Luft, mit Flüssigkeit gefüllt sind. Ersterer verwendet eine Kapselmembran von höchstens 7 Mm. Durchmesser, Letztere, anstatt der Gummimembran, ein kleines kreisförmig gewelltes Blechplättchen.

Beim Menschen bestimmt man nach v. Basch den arteriellen Blutdruck, indem man das sog. Sphygmomanometer, eine mit Wasser erfüllte Kautschukkapsel, deren Inhalt mit einem Metallmanometer verbunden ist, auf die Arterie so aufsetzt, dass peripher von der Applicationsstelle der Puls aufgehoben ist; dann übersteigt der Druck in der Kapsel den zeitigen Arteriendruck um ein Geringes.

Zur Bestimmung des Druckes in den Capillaren belastete N. Kries auf die Haut des Menschen gelegte kleine Glasplättchen mit steigenden Gewichten so lange, bis die Haut eben zu erblassen begann. Offenbar ist diese Methode wenig scharf. Roy und Graham Brown bestimmen die Höhe einer Wassersäule, welche die Capillaren eben verschliesst d. h. das Gewebe blass macht.

Da der Druck in den Arterien einer steten Schwankung unterworfen ist, mit jeder Systole des Herzens ansteigt, in der Diastole wieder absinkt, da der Druck ferner mit den Phasen der Athembewegungen, wie später gezeigt werden wird, steigt und fällt, so

ist die Bestimmung der absoluten Druckhöhe nicht angängig, man muss sich mit der Bestimmung des Mittels aus diesen Druckschwankungen, des sog. mittleren Blutdrucks begnügen. Dieser beträgt in der Carotis des Pferdes 180—210 Mm. Quecksilber, bei Hunden, je nach deren Grösse, 100—170 Mm., beim Schaf und Kalb etwa 170 Mm., bei der Katze 150 Mm., beim Kaninchen 90—110 Mm. Hg. Der Druck wächst also im Allgemeinen mit der Körpergrösse. Beim Menschen schätzt man den Druck in der Aorta auf etwa 180 Mm. Hg, entsprechend 2,4 Mtr. Wasser; in der Radialis hat ihn v. Basch beim Erwachsenen nur zu 135 bis 165 Mm. Hg gefunden. Junge und sehr alte Individuen haben einen niederen Blutdruck als Individuen mittleren Alters; nach Zuntz und Cohnstein ist der arterielle Druck bei Säugethierföten kaum halb so gross als bei Neugeborenen. Der Blutdruck ist ferner bei Kaltblütern erheblich kleiner als bei Warmblütern, so beträgt er im Aortenbogen des Frosches ca. 25 Mm. Hg. Vom Herzen bis zu den kleinsten Arterien nimmt der Druck nur ganz unbedeutend ab, nach H. Jacobson höchstens wie 6 : 5. Der Widerstand, den das Blut erfährt, wenn es von den grossen weiten Arterien zu den kleinen engen fortschreitet, ist so gering im Vergleich zu dem hinter den kleinen Arterien gelegenen Widerstande, dass er nur wenig in die Beobachtung fällt. Auf dem Wege von den kleinen Arterien zu den Capillaren und in dem so ausserordentlich erweiterten Strombett der letzteren stellt sich ein ungeheurer Widerstand der Blutströmung entgegen; hier wird ein so beträchtlicher Theil der von den Herzcontractionen stammenden Druckkraft des Blutes verzehrt, dass jenseits der Capillaren, in den Venenanfängen der Druck nur noch rund $^1/_{15}$ derjenigen Höhe beträgt, welche er in den kleinen Arterien vor den Capillaren behauptet hatte. Der ganze Herzdruck bis auf etwa den 15. Theil ist in den Capillaren zwecks Ueberwindung der dort vorhandenen Widerstände verloren gegangen. In der Mitte der Capillarbahn mag nach Donders die Hälfte des in den grossen Arterien bestehenden Drucks herrschen, und diesem kommt für die Transsudationsvorgänge in den Capillaren grosse Bedeutung zu. Kries fand den Capillardruck in der Fingerhaut zu 38, am Ohr zu 20 Mm. Hg, also zu etwa $^1/_7$—$^1/_{12}$ des Aortendrucks.

In den Venen nimmt der Druck centralwärts d. h. nach dem Herzen zu schneller ab als in den Arterien. So beträgt er nach Jacobson beim Schaf in der V. cruralis 11 Mm., in der V. brachialis 9 Mm., in der V. facialis ext. 0,3 Mm. Hg. Infolge dieser so ungeheuren Druckdifferenz im Arterien- und Venensystem sieht man aus einer angeschnittenen Arterie das Blut mehrere Fuss hoch im Strahle herausspritzen, während es aus der verletzten Vene langsam abläuft. Theoretisch sollte in den Hohlvenen beim Uebergang in den rechten Vorhof der Blutdruck = 0 sein, weil hier keine Widerstände mehr zu überwinden sind, indess findet man hier sogar einen negativen Druck d. h. der Druck des Blutes

auf die Gefässwand ist kleiner als der Atmosphärendruck, infolge dessen wird das Blut aus den dem Herzen benachbarten Venen angesaugt, aspirirt. So beträgt der Druck in der V. jugularis und V. subclavia dicht am Bildungswinkel der V. anonyma —0,1 bis —0,6 Mm. Hg und kann nach Sussdorf gelegentlich bis auf —2 Mm. Hg sinken. Diese Ansaugung des Blutes nach dem Herzen zu ist doppelten Ursprungs. Die eine rührt vom Herabrücken der Herzbasis gegen die Spitze bei der systolischen Umformung der Ventrikel (S. 36) her, ist synchron mit der Kammersystole und wird als „Ventrikelaspiration" bezeichnet. Eine zweite Aspiration übt der bei jeder Einathmung sich erweiternde Brustraum auf die in ihm verlaufenden Endstücke der Hohlvenen; doch kann das Verständniss hierfür erst bei der Lehre von den Athembewegungen gewonnen werden.

Infolge dieses unteratmosphärischen Druckes, unter welchem die dem Herzen nahen Venen stehen, kann es sich ereignen, dass beim Anschneiden dieser Venen Luft in das centrale Ende aspirirt wird, ein Ereigniss, das, wofern die Luft in einigermassen beträchtlicher Menge eindringt, infolge Verstopfung der Lungencapillaren durch die Luftbläschen zum Tode durch Erstickung führt.

Der Maximaldruck in den Kammern muss den Maximaldruck in der Aorta bezw. Pulmonalis überbieten, denn sonst würde eben der sich contrahirende Ventrikel sein Blut nicht in die Aorta einpressen können. Während man früher auf Grund der fehlerhaften Angaben des Hg-Manometers die systolische Druckzunahme in der Carotis höchstens zu $^1/_{10}$ gefunden hatte, beträgt dieselbe nach neueren zuverlässigen Bestimmungen von A. Fick und Hürthle beim Kaninchen $^1/_4$—$^1/_3$, beim Hund $^1/_3$—$^2/_5$ und beim Pferd nach Zuntz sogar bis zu $^1/_2$ des diastolischen Druckwerthes. Demnach ist die Pump- oder Druckkraft des systolischen Herzens als eine recht beträchtliche anzusehen; mittels einer Troicart-ähnlichen, in die Herzwand eingestochenen Canüle, welche aussen mit einem Manometer verbunden wurde, bestimmte Magini den Druck im Innern des Herzens „intracardialer Druck" für die rechte Kammer zu 64 (diastolisch) bezw. 92 Mm. Hg (systolisch), für die linke Kammer zu 145—180 Mm. Hg.

Contrahiren sich die Ringmuskeln der kleinen Arterien, so steigt infolge der so erhöhten Widerstände zwar der Druck in den Arterien diesseits d. h. nach dem Herzen zu, dagegen sinkt der Druck in den Capillaren und Venen; die Schnelligkeit des Blutlaufs ist dem entsprechend herabgesetzt. Stellt das Herz seine Schläge vollkommen ein, so sinkt der Blutdruck ausserordentlich stark bis zu einem Werth ab, welcher der Spannung des ruhenden Blutes entspricht; derselbe ergab sich in den Arterien des Hundes zu 10 bis 15 Mm. Hg. Dass nunmehr überhaupt noch ein nachweisbarer (positiver) Druck vorhanden ist, kann nur darin seinen Grund haben, dass die im Gefässsystem enthaltene Blut-

menge grösser ist, als das Gefässsystem fassen kann, wenn seine Wandungen sich im natürlichen, nicht ausgedehnten Zustande, im elastischen Gleichgewicht befinden, dass mit anderen Worten das Gefässsystem mit Blut überfüllt ist (S. 48). Die Ueberfüllung der Arterien in der Norm, im Verein mit ihrer Contractilität, ist auch, wie schon Harvey bekannt war, der Grund, weshalb nach eingetretenem Herzstillstand die Arterien, indem sie zurückfedern und das in ihnen enthaltene Blut austreiben, in der Leiche zumeist einen nur geringen Blutgehalt aufweisen.

Bemerkenswerth sind die Druckverhältnisse bei Blutentziehung und Bluttransfusion. Sobald man einem Thiere nur bis zu $^1/_3$ seiner Blutmenge ($= ^1/_{40}$ des Körpergewichtes) entzieht, sinkt der Mitteldruck nicht ab und steigt ebenso wenig an, wenn das entzogene Blut wieder in die Gefässbahn zurückgeleitet wird. Es beruht dies zumeist auf einer durch die Contractilität der Gefässwandungen ermöglichten Anpassung der Gefässe an die Verringerung bezw. Wiederzunahme der Blutmenge, z. Th. auch nach Johansson und Tigerstedt darauf, dass die Energie der Herzcontractionen bei der Blutentziehung zunimmt bezw. bei der Transfusion des entzogenen Blutes wieder abnimmt und so der Druck stabil erhalten wird. Erst bei einem Verlust von $^2/_5$ der Blutmenge beginnt nach Lesser der Druck zu sinken, und dieser Abfall wird bei Entziehung von $^1/_2$ der Blutmenge sehr beträchtlich. Ist der Blutverlust noch grösser, etwa $^2/_3$—$^3/_4$ der Gesammtmenge, so sinkt der Druck immer tiefer, und sehr bald stellt das Herz seine Pulsationen überhaupt ein. Dass die eventuell noch unter diesen Umständen lebensrettende Wirkung des transfundirten Blutes zumeist auf der Füllung des Gefässsystems durch das eingeführte Flüssigkeitsvolum und auf dem dadurch bedingten Ansteigen des Blutdruckes und secundärer Steigerung der Herzenergie beruht, ergibt sich daraus, dass nach Kronecker und Sander eine Infusion von $^3/_4$ proc. Kochsalzlösung, wenigstens für die nächsten 24 Stunden, ebenso lebensrettend wirkt. Nur wenn die Transfusion zu schnell bezw. zu reichlich erfolgt, kann es kommen, dass das Herz der zu grossen fortzutreibenden Blutmenge nicht gewachsen ist; dann erlahmt das Herz unter beträchtlichem Absinken des Blutdruckes und kann erst durch eine entsprechende Blutentziehung wieder seine normale Leistungsfähigkeit erreichen.

Alles, was für den Körperkreislauf bislang erörtert worden ist, hat in gleicher Weise auch Geltung für den Lungenkreislauf. Auch hier ist der Druck am grössten in den Lungenarterien, sinkt ausserordentlich auf dem Wege durch die Capillaren, ist in den Lungenvenen nur wenige Millimeter Hg und wird in der Nähe der Einmündung in den linken Vorhof ein wenig negativ. Nur ist bei Hunden und Katzen der Druck in der Lungenarterie nur etwa $^1/_5$, nach Chauveau und Faivre beim Pferde $^1/_3$, beim Kaninchen nach Knoll sogar nur $^1/_6$—$^1/_7$ von dem in der Carotis. Dem entsprechend verhält sich der Maximaldruck in der rechten Herzkammer zu dem in der linken beim Hunde nach Goltz und Gaule wie 2 : 5, beim Pferd nach Marey und Chauveau wie 1 : 4. Erwägt man, um wie viel geringer die Widerstände auf der

kurzen Bahn durch die Lungen gegenüber denen des vielmals grösseren Strombettes der Körpercapillaren sind, so wird man damit auch das bereits erwähnte Factum im Einklang finden, dass nämlich die rechte Herzwand kaum halb so dick als die linke ist (S. 28).

In den Venen, deren Wandungen grosse Dehnbarkeit, aber leichte Zusammendrückbarkeit besitzen, ist bei normaler Blutbewegung der Druck schon so gering, dass die kleinsten Widerstände genügen, die Entleerung der Venen zu behindern, zur Stauung des Blutes in den Venen, zur Füllung derselben und damit zu einer verringerten Geschwindigkeit des Blutlaufs in den Venen zu führen. Beim aufrechten Stehen muss das Blut in den Extremitäten sich von der Peripherie centralwärts, also entgegen der Schwere bewegen, daher es schon unter normalen Verhältnissen, besonders bei Individuen, die viel stehen oder eine stehende Beschäftigung treiben, leicht zu Stauungen in den Venen im Gebiete der V. saphena und zu consecutiven Ausweitungen der schlaffen Venenwände kommt, ein Umstand, den nach K. Bardeleben der Muskelreichthum der Venen der Unterextremitäten z. Th. ausgleicht. Von dem störenden Einfluss der Schwere auf die Blutbewegung in den Venen kann man sich leicht überzeugen, wenn man einmal den Arm eine Minute schlaff herunterhängen lässt und ihn dann vertical aufwärts hält. Im ersten Fall wird die Hand roth bis blauroth, die sonst kaum sichtbaren Venen auf dem Handrücken und in der Haut des Vorderarms treten als deutliche, prall gefüllte Stränge hervor, zum Zeichen, dass infolge der verlangsamten Blutbewegung eine Stauung des Venenblutes sich ausgebildet hat. Wird dann die Hand vertical erhoben, sodass die Blutbewegung im Arm in der Richtung der Schwere und begünstigt durch diese stattfindet, so entleeren sich die Venen schnell, die Hand erscheint wieder blass, das Venenblut bewegt sich unbehindert mit beschleunigter Geschwindigkeit. Es würde vollends zu fast dauernden Stauungen im Venensystem infolge der Muskelcontractionen kommen. Ziehen sich die Körpermuskeln zusammen und werden sie hierbei kürzer und dicker, so wird auf die innerhalb der Muskeln und zwischen den einzelnen Muskeln verlaufenden zahlreichen Venen ein beträchtlicher Druck ausgeübt, der zur Compression und Verdrängung ihres Inhaltes in die oberflächlichen Venen führen muss. In diesen würde das Blut sich stauen und in Theilen, in welchen die Blutbewegung entgegen der Schwere stattfindet, zu erheblichen Störungen der Fortbewegung führen. Dies wird, wie schon Lusitanus (1547) gelehrt hat, durch die in den Extremitätenvenen von Strecke zu Strecke vorhandenen Klappen verhütet. Die Venenklappen aus Bindegewebe bestehend, das reichlich mit elastischen Elementen durchsetzt und auf der freien Oberfläche mit einer Endothelschicht bekleidet ist, sind so gebaut, wie die Taschen der Semilunarklappen (S. 33) und einander paarig gegenübergestellt; der Hohlraum der Tasche sieht nach dem Herzen zu. Diese

Klappen fehlen einmal da, wo kein Druck auf die Venen von aussen stattfinden kann, also in den Venensinus des Gehirns und in den Knochenvenen, ferner bei den meisten Säugethieren in denjenigen Venen, welche die Pfortader zusammensetzen: V. lienalis, gastrica sup., mesenterica inf., nach Koeppe das Gebiet der klappentragenden langen Darmvenen ausgenommen. Die Venenklappen finden sich in besonderer Ansbildung an den unteren Extremitäten, aber auch in den vom Kopf herabführenden Venen, endlich bei Thieren, bei denen wie bei den Walfischen (Cetaceen) das Blut einen ganz horizontalen Verlauf hat, sodass die Annahme, sie sollten der Schwere allein Widerstand leisten, nicht zutrifft. Vielmehr kommt den Venenklappen in den Extremitäten folgende Bedeutung zu: Contrahiren wir z. B. die Beinmuskeln, so werden die darin gelegenea Venen comprimirt. Infolge davon strebt das Blut in den Venen von der gedrückten Stelle sowohl nach unten als nach oben auszuweichen. Das nach unten zurückstrebende Blut fängt sich in den Klappen, genau ebenso wie in den halbmondförmigen Klappen am Aortenursprung (S. 33, Fig. 6), diese stellen sich und schliessen das Lumen der Vene durch Aneinanderlagerung ihrer freien Ränder in der Mitte des Gefässrohrs ab: das Blut kann nicht nach unten resp. peripherwärts zurück, sondern nur vorwärts, d. h. nach dem Herzen zu, und so wird die Circulation in den Venen durch die Bewegung der willkürlichen Muskeln, von denen (ausser im Schlaf) abwechselnd bald diese bald jene in Thätigkeit kommen, kräftig unterstützt.

Eine andere Hilfskraft für die so leicht Störungen unterworfene Blutbewegung in den Venen gibt die ansaugende Kraft, die Aspiration, welche auf die Endstücke der Hohlvenen stattfindet (S. 64).

Zur Beförderung der Blutbewegung in den Venen finden sich endlich an Orten, wo dem Kreislauf besondere Schwierigkeiten in den Weg gelegt sind, Theile, die ganz unabhängig vom Herzen pulsiren, Hülfs- oder accessorische Herzen, so das sog. Caudalherz an der Schwanzvene des Aals, das Herz in der Flughaut der Fledermäuse u. A.

Grösse der Arbeitsleistung des Herzens. Die erste approximative, auch jetzt noch im Wesentlichen zutreffende Berechnung der Herzarbeit hat, nach dem Vorgange von Daniel Bernoulli (1750), Robert Mayer in scharfsinniger Weise angestellt. Die Arbeit A, die der linke Ventrikel bei jeder Systole leistet, besteht darin, dass er eine Blutmenge q in die Aorta wirft entgegen den dort bestehenden Widerständen, welche durch die Druckhöhe des Blutes in der Aorta h gegeben sind; sie ist daher gleich der Arbeit des Emporhebens der Blutmenge q auf die Höhe h. Für den Menschen beträgt q 0,085 Kgrm. (S. 35), h = 180 Mm. Hg (S. 63) oder 2,5 Mtr. Blut[1]), also

[1]) Da 1,06 das spec. Gewicht des Blutes (S. 7), 13,6 das des Quecksilbers ist, so sind $180\,\text{Mm. Hg} = 180 \cdot \frac{13{,}6}{1{,}06} = 2500$ Mm. oder 2,5 Mtr. Blut.

$A = 0{,}085 \times 2{,}5$ Kilogrammmeter (mk). Nun ertheilt aber der Ventrikel dem Blut auch noch die in der Aorta herrschende Geschwindigkeit v; diese ist gleich der Geschwindigkeit, welche ein frei fallender Körper erlangen würde, wenn er von der Höhe h herabfiele, also $v = \sqrt{2gh}$, wobei g die beschleunigende Kraft der Schwere = 9,81 Mtr. bedeutet. Es ist sonach $h = \frac{v^2}{2g}$; die Ertheilung der Strömungsgeschwindigkeit v an die Blutmenge q ist gleich einer Arbeit $q \frac{v^2}{2g}$, wobei q = 0,085 Kgrm., v die Geschwindigkeit in der Aorta = 0,5 Mtr. ist (S. 56). Demnach ergibt sich als Arbeit des linken Ventrikel bei jeder Systole:

$$A = 0{,}085 \times 2{,}5 \text{ mk} + 0{,}085 \left(\frac{0{,}5^2}{2 \times 9{,}81}\right) \text{mk} = 0{,}085\,(2{,}5 + 0{,}127)$$
$$= 0{,}085 \times 2{,}627 = 0{,}323 \text{ mk}$$

Bei einer Pulszahl von 70 in der Minute:

$A_m = 70 \times 0{,}323$ mk . . . = 22,61 mk
Die Arbeitsleistung des rechten Herzens ist etwa auf $^2/_5$ jener Grösse (S. 65) zu veranschlagen = 9,04 „

Also Gesammtarbeit beider Ventrikel in der Minute . . . = 31,65 mk.

Für 24 Stunden beträgt sie $24 \times 60 \times 31{,}65 = 45576$ mk.

Für das Herz des Pferdes würde, da q 0,5 Kgrm. (S. 35) beträgt, sein
$A = 0{,}5$ Kgrm. $\times$ 2,627 Mtr. = 1,314 mk
und bei einer Pulszahl von 30 in der Minute:

$A_m = 30 \times 1{,}314 = 39{,}42$ mk
Für den rechten Ventrikel $^1/_3$ davon (S. 35) . . . = 13,14 „

Arbeit des Herzens in der Minute . . = 52,56 mk.

Also für 24 Stunden: $24 \times 60 \times 52{,}56 = 75686$ mk, somit ist die Arbeitsleistung des Pferdeherzens kaum doppelt so gross als die des Menschenherzens. Die grosse Arbeitsleistung des Herzens erfordert einen reichlichen Stoffverbrauch.

3. Die Athmung oder Respiration.

Die Trennung des Kreislaufs in zwei ungleich grosse Halbringe, den Körper- und Lungenkreislauf kann nicht wohl eine blosse Zufälligkeit sein. Es muss sicherlich eine tiefe Bedeutung haben, dass bei den Säugethieren und Vögeln jedes Bluttheilchen, das aus der Circulation durch den Körper nach dem rechten Herzen zurückkehrt, nicht sofort wieder in die Aorta und deren Verzweigungen getrieben wird, vielmehr zuvor erst die Lungen passirt haben muss, ehe es wieder in den Körperkreislauf gelangt (S. 27).

Was geschieht nun mit dem Blute in den Lungen? Das Blut tritt in den Lungen mit der in diese eingesogenen atmosphärischen Luft in Austausch, nimmt aus ihr die gasigen Bestandtheile, an denen es bei seinem Durchgang durch die Körperorgane Verlust erlitten, auf und gibt umgekehrt an die Lungenluft diejenigen gasförmigen Stoffe ab, mit denen als den Zersetzungsproducten der Organe es sich während seiner Strömung durch den Körper beladen hat. Die Gesammtheit dieser Austauschprocesse zwischen Blut einerseits, Lungen- oder atmosphärischer Luft andererseits bezeichnet man als Athmung oder Respiration.

Das Leben der Thiere ist so sehr von der freien Communication mit der atmosphärischen Luft abhängig, dass Thiere, denen der Luftzutritt entzogen wird, ausnahmslos in kurzer Zeit an Luftmangel zu Grunde gehen, ersticken. Entziehung der Luft auf selbst kürzere Zeit wirkt also tödtlich.

Nun sehen wir aber Thiere z. B. Fische unter Wasser leben, also ohne dass sie mit der Luft direct in Berührung kommen. Hier vertritt die ständige Communication des Wassers mit der darüber stehenden Luft den directen Luftzutritt. Das Wasser nimmt, wie wir sehen werden (S. 84), aus den darüber gelagerten Luftschichten ein gewisses Quantum Luft auf, und diese vom Wasser verschluckte, absorbirte Luft ermöglicht denselben Austausch wie bei den in der Luft lebenden Thieren die Atmosphäre. Macht man Wasser durch Auskochen luftfrei, so sterben in dasselbe eingesetzte Fische binnen Kurzem.

Chemismus der Athmung.

Durch später zu beschreibende mechanische Vorrichtungen wird atmosphärische Luft in die Lungen eingesogen, inspirirt und wieder ausgehaucht, exspirirt. Beide Vorgänge, die In- und Exspirationen erfolgen alternirend und rhythmisch, und den Ablauf einer In- und Exspiration bezeichnet man als Athemzug. Um nun die einzelnen in den Lungen aufgenommenen und ausgehauchten Bestandtheile kennen zu lernen, ergibt sich als einfachster Weg: der Vergleich der Zusammensetzung der atmosphärischen oder Inspirationsluft mit der der Ausathmungs- oder Exspirationsluft.

Die atmosphärische Luft ist ein Gemenge von (im Mittel)

O . . .	20,75	Volumprocent
N . . .	78,38	„
CO_2 . .	0,03	„
H_2O . .	0,84	„
	100,00	Volum.

Zur Bestimmung der Gase in der Luft „Eudiometrie“ sperrt man in einer, mit Theilstrichen für je $^1/_{10}$ Ccm. versehenen, sog. graduirten, an einem Ende geschlossenen Glasröhre „Eudiometer“ eine gewisse Menge Luft über Quecksilber ab und lässt dann eine (an einen Draht angeschmolzene) Aetzkali-

kugel in den Luftraum aufsteigen; diese bindet die CO_2 der Luft zu kohlensaurem Kali; das Minus des alsdann konstatirbaren Luftvolumens gegen das ursprüngliche entspricht dem Vol. der darin enthaltenen CO_2. Dann lässt man in gleicher Weise eine mit pyrogallussaurem Kali getränkte Kugel von Papiermaché aufsteigen, die den O der Luft an sich bindet; die dadurch bewirkte Abnahme des Luftvolums entspricht dem O-Gehalt der Luft, welche jetzt nur noch aus N und Wasserdampf besteht. Zur Bestimmung des letzteren lässt man 2 Liter Luft langsam durch eine gewogene, mit Chlorcalciumstücken gefüllte U-Röhre streichen. Das Chlorcalcium zieht das Wasser energisch an, dessen Menge in der durchgeleiteten Luft sich aus der Gewichtszunahme des U-Rohres ergibt.

Ausserdem sind in der atmosphärischen Luft enthalten Spuren von salpetriger Säure, Ammoniak, Grubengas und sog. Sonnenstäubchen (Staub, Kieselsäure, kleinste mit dem Staub aufgewirbelte Partikel anorganischen und organischen Ursprungs, mikroskopisch eben sichtbare Keime organischer Wesen, deren Bedeutung als Erreger der Gährung, Fäulniss und ansteckender Krankheiten sich unserer Kenntniss mehr und mehr erschliesst).

Die Menge des Wasserdampfes in der Luft unterliegt je nach der Temperatur sehr erheblichen Schwankungen, auch die Windrichtung ist darauf von Einfluss. Ist die Luft mit Wasserdampf gesättigt, so enthält ein Cubikmeter Luft

bei 0° C.	. . .	4,8 Grm. Wasser
„ 10° „	. . .	9,3 „ „
„ 20° „	. . .	17,1 „ „
„ 30° „	. . .	29,4 „ „
„ 37° „	. . .	42,2 „ „

Ist die Luft mit Wasserdampf gesättigt, so nennt man sie „feucht“. Gewöhnlich enthält die Luft rund 1 Volumproc. Wasserdampf. Enthält die Luft nur $^1/_3$ des zur Sättigung (bei der betreffenden Temperatur) erforderlichen Wassergases, so ist sie bereits als sehr trocken anzusehen. Am besten befinden wir uns, wenn die Luft zu $^2/_3$ mit Wasserdampf gesättigt ist.

Die ausgeathmete Luft enthält qualitativ dieselben Bestandtheile: O, N, CO_2, Wassergas. Die Veränderungen, die sie gegenüber der Einathmungs-, der atmosphärischen Luft zeigt, sind quantitative und im Wesentlichen folgende: Die ausgeathmete Luft ist reicher an CO_2 und ärmer an O als die eingeathmete.

So enthielt in Versuchen beim Menschen im Mittel

in 100 Volumtheilen	die Inspirations-	die Exspirationsluft	Differenz
O	20,81	15,88	—4,93
CO_2	0,03	4,38	+4,35

Die ausgeathmete Luft enthält also fast $^1/_4$ weniger O als die atmosphärische Luft, ihr CO_2-Gehalt aber ist über 100mal grösser. Es sei gleich hier die Aufmerksamkeit darauf gelenkt, dass das aufgenommene O-Vol. grösser ist, als das ausgeschiedene CO_2-Vol. (S. 81).

Ferner ist die ausgeathmete Luft wärmer als die

atmosphärische, und zwar hat sie, da sie aus dem Körperinnern kommt, auch annähernd die Temperatur des Körpers, etwa + 37° C. Es wird also zur Erhebung der kälteren Inspirationsluft auf die Temperatur des Körpers von letzterem Wärme abgegeben.

Valentin und Brunner fanden

bei einer Lufttemperatur von	die Temperatur der Ausathmungsluft
— 6,3° C.	zu 29,8° C.
+ 15 bis 20° C.	37,3° C.
+ 41,9° C.	38,1° C.

Es wird demnach bei einer Wintertemperatur von —6° C. die Luft um volle 36° erwärmt, erreicht aber, unzweifelhaft infolge ihres nur kurzen Verweilens in den Lungen, nicht die Bluttemperatur; bei einer Temperatur von 17° geschieht die Erwärmung nur um 20°.

Drittens ist die Ausathmungsluft reicher an Wasserdampf als die Einathmungsluft, und zwar ist sie in der Regel mit Wasserdampf gesättigt, sodass beim Uebertritt in die kältere Aussenluft ein Theil des Wasserdampfs sich in Nebelform als tropfbar flüssiges Wasser niederschlägt. Das Blut verdampft also in den Lungen beträchtliche Mengen Wassers. Nach Pettenkofer und Voit werden in 24 Stunden 800—2000 Grm. Wasser von den Lungen und der Haut eines erwachsenen Mannes ausgehaucht, von den Lungen allein etwa 500 Gramm.

Endlich erscheint das Volumen der ausgeathmeten Luft grösser als das der eingeathmeten. Indess ist diese Volumzunahme nur Folge der erhöhten Temperatur und der dadurch bedingten Expansion der Gase (O, N, CO_2) und Wasserdämpfe. Reducirt man das Volumen der Ausathmungsluft auf die zeitige niedere Temperatur der Atmosphäre, also der Inspirationsluft, so findet man jenes sogar noch um $^1/_{40}$—$^1/_{50}$ kleiner als dieses.

Frei ist die Ausathmungsluft von allen festen Partikelchen (Sonnenstäubchen u. A., S. 70), indem diese auf der Schleimhaut der feuchten Luftwege fixirt und durch die Bewegung der der Schleimhaut aufsitzenden Flimmerepithelien grossentheils nach aussen befördert werden.

Die ersten drei Veränderungen kann man mit sehr einfachen Hilfsmitteln vorführen. Athmet man durch ein Rohr in eine mit klarem Kalk- oder Barytwasser beschickte Flasche aus, so sieht man schon nach wenigen Exspirationen das Wasser durch Entstehung eines feinkörnigen Niederschlages von kohlensaurem Kalk oder Baryt sich milchig trüben. Die Temperatur der Ausathmungsluft stellt man fest, indem man in ein Glasrohr ausathmet, in dessen seitlich angebrachtem Schenkel ein Thermometer steckt, dessen Cuvette in das Lumen des Rohrs hineinragt. Da die Ausathmungsluft mit Wasserdampf gesättigt ist, so schlägt sich dieser in Tropfenform nieder, sobald man einen kälteren Gegenstand z. B. eine Glasplatte oder eine blanke Metallfläche anhaucht.

Um die Grösse des respiratorischen Gaswechsels

festzustellen, sind eine Reihe von Methoden ersonnen worden, von denen nur die vorzüglichsten hier Erwähnung finden mögen.

Athmet ein Thier, wie dies bis auf Dulong und Despretz der Fall gewesen ist, in einem abgeschlossenen Luftraum, so athmet es in jedem folgenden Augenblick eine Luft ein, die CO_2 und Wasser enthält, welche das Thier selbst ausgehaucht hat. Es ergibt dann die Bestimmung der Zusammensetzung der Luft am Ende des Versuchs nicht das directe Resultat des Athmungsprocesses; zudem wird, wie sich herausgestellt hat, mit der fortschreitenden Verschlechterung, welche die abgeschlossene Luft durch die Ausathmungsproducte erleidet, der Gaswechsel selbst erheblich modificirt. Es ist also nöthig, dem abgeschlossenen Behälter, in dem sich das Versuchsthier befindet, stets nach Bedarf neue Luft zu- und die durch das Athmen veränderte Luft beständig abzuführen, d. h. den Behälter dauernd zu ventiliren. Dergleichen Vorrichtungen, Respirationsapparate, haben Regnault und Reiset (1849) und im grossartigen Massstabe v. Pettenkofer (1862) construirt. Regnault und Reiset's Apparat (Fig. 16, S. 73) besteht aus einer luftdicht abgesperrten Glocke A, in welche das Versuchsthier (kleiner Hund; auch Kaninchen oder Katze) gebracht wird. Die Glocke ist von einem Wasserkasten B umgeben, dessen Inhalt auf constanter Temperatur erhalten wird. Durch die Glocke gehen vier Tubulaturen. Zwei dieser Röhren k und k′ hängen durch lange Kautschukschläuche mit je einer doppelhalsigen Flasche c und c′ zusammen, deren unterer Hals durch einen starkwandigen Kautschukschlauch verbunden ist. Die Flaschen befinden sich in Holzrahmen als Führungen und diese hängen mittels eiserner Ketten an den Enden eines zweiarmigen Hebels, eines Balancier, der durch ein Räderwerk rhythmisch in Gang gehalten seine Arme abwechselnd nach oben und unten bewegt und ebenso abwechselnd bald die eine Flasche c bald die andere c′ steigen resp. fallen lässt. Das Flaschenpaar ist zur Hälfte mit conc. Kalilauge gefüllt. Wird nun die eine Flasche (in Fig. 16, c) emporgehoben, so entleert sie sich und saugt infolge dessen aus der Glocke A Luft ein; wird dann im nächsten Moment Flasche c wieder gesenkt, so tritt die Kalilösung in sie ein, bindet die CO_2 der Luft zu Kaliumcarbonat und treibt die von CO_2 befreite Luft in die Glocke zurück, sodass das Versuchsthier ein um das Volumen der absorbirten CO_2 vermindertes Quantum reiner Luft zurückerhält. Das umgekehrte Spiel erfolgt gleichzeitig mit der Flasche c′. Infolge dieser CO_2-Absorption wird nun die Luftspannung in der Glocke vermindert und zum Ersatz dafür dringt aus einem mit A verbundenen geaichten Gasometer N mittelst des Rohres μ und der Flasche M Sauerstoff in die Glocke nach und zwar stets in dem Maasse, als dafür CO_2 absorbirt ist. Die Sauerstoffzufuhr ist so regulirt, dass sie unter dem Druck des Reservoirs PP QQ′, also stets unter einem geringen Ueberdruck erfolgt, sodass niemals atmosphärische Luft in den Apparat eindringen kann. Der Druck in der Glocke wird an einem mit ihr durch d e verbundenen Manometer a b c controlirt. Durch das Rohr g h endlich kann man Proben der in A enthaltenen Luft schöpfen. Der Apparat hat den Uebelstand, dass bei der grossen Zahl seiner Verbindungen es seine Schwierigkeit hat, ihn vollkommen dicht zu halten. Doch könnte infolge des in der Glocke A unterhaltenen geringen Ueberdrucks höchstens von der Glockenluft etwas nach Aussen dringen, niemals aber



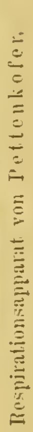
Fig. 16.

Respirationsapparat von Regnault und Reiset.

Aussenluft in die Glocke eindringen. Endlich wird von der Exspirationsluft nur CO_2 fixirt, nicht aber die von der unreinen Hautoberfläche herrührenden, aus flüchtigen Fettsäuren bestehenden gasigen Ausdünstungen, welche die Luft in einem abgeschlossenen Raume schnell stinkend machen und als Erreger der Uebelkeit in schlecht ventilirten Räumen gelten. Der grosse Vorzug des Apparates besteht darin, dass er eine direkte Bestimmung der O-Aufnahme und CO_2-Ausscheidung gestattet. F. Hoppe-Seyler ist es auch gelungen (1894) den Apparat in einer für Versuche am Menschen geeigneten Grösse herzustellen.

Der Respirationsapparat von v. Pettenkofer (Fig. 17, S. 75) besteht aus einer so geräumigen Kammer A von Eisenblech, dass selbst grosse Thiere (Menschen, Pferde, Rinder) sich lange Zeit darin aufhalten können. Durch diese Kammer hindurch wird mit Hilfe einer mächtigen, von einer Dampfmaschine getriebenen Luftpumpe stetig ein Luftstrom (17 bis 75 Cubikmeter in der Stunde) hindurchgesogen. Von der aus der Kammer oben und unten durch ein Rohr E herausgesogenen und mit den Ausathmungsproducten beladenen Luft, welche in O (mit Wasser getränkte Bimsteinstücke) mit Wasserdampf gesättigt wird und deren Gesammtvolum dann eine grosse Gasuhr B misst, wird durch eine Zweigleitung a mittels einer gleichfalls von der Dampfmaschine bedienten Pumpe e ein kleiner Antheil der Ausathmungsluft zunächst zu einem mit conc. Schwefelsäure gefüllten Kugelapparat, welcher den Gehalt an Wasserdampf zu bestimmen gestattet, während CO_2 an Barytwasser gebunden wird (Röhre k und l), und dann durch das Rohr b zu einer kleineren Gasuhr C getrieben, welche das Volum dieses untersuchten Luftantheils misst. Die aus der Kammer herausgesogene Luft wird durch solche ersetzt, welche von aussen durch die Thür- und Fensterfugen eindringt; auch von dieser Aussenluft wird durch eine Zweigleitung a_1 eine Probe mittels der Pumpe e_1 entnommen und genau so wie der durch a streichende Antheil der Kammerluft analysirt. Hat man nun so festgestellt, in welcher Weise die Ausathmungsluft gegen die äussere Luft in Bezug auf CO_2- und H_2O-Gehalt verändert ist, so kann man, da die Gesammtmenge der durch die Kammer durchgesogenen Luftmenge an der Gasuhr B und die Grösse des durch die Zweigleitung a durchgestrichenen und analysirten Luftvolumens an der Gasuhr C sich direct ablesen lässt, berechnen, welch' quantitative Gesammtveränderung die Luft während der Versuchsdauer durch das in der Kammer A athmende Thier erfahren hat. Diese Methode, so scharf sie an sich ist, leidet indess einmal an dem Mangel, dass die untersuchte Luftprobe einen nur kleinen Theil, etwa $^1/_{4000}$ der gesammten herausgesogenen Luftquantität ist, daher selbst die unvermeidlichen analytischen Fehler durch Multiplication mit 4000 zu erheblichen Werthen anschwellen. Zudem wird nur die Menge der ausgehauchten CO_2 und des Wasserdampfs bestimmt, der Sauerstoffgehalt, wie bei der organischen Analyse nur indirect, durch Differenzrechnung. Die Differenz zwischen dem Anfangsgewicht des Versuchsobjectes plus allen direct bestimmten Einnahmen desselben, minus aller Ausgaben und des Endgewichtes, ergibt die Sauerstoffaufnahme; auf diese häufen sich somit alle Fehler.

Nach dem Princip des Pettenkofer'schen Apparates haben Henneberg und Stohmann für grössere landwirthschaftliche Nutzthiere Respira-



Respirationsapparat von Pettenkofer.

tionsapparate angegeben. Für mittelgrosse Hunde und kleinere Thiere hat C. Voit den Pettenkofer'schen Apparat in compendiöser Form zweckmässig hergestellt.

Befindet sich das ganze Thier in einem Respirationsapparat, so erhält man in den Athmungsproducten die von den Lungen und der Haut (auch den Darmgasen) zusammen. Soll nur der Gaswechsel der Lungen untersucht werden, so nimmt das Versuchsindividuum eine luftdicht schliessende Gesichtsmaske vor Mund- und Nasenöffnung, und nur die Maske wird mit dem Apparat in Verbindung gesetzt (C. Ludwig hat eine ähnliche Schnauzkappe auch bei Hunden angewendet). Beim Menschen verfahren Zuntz und Geppert so, dass sie das Versuchsindividuum, dessen Nasenlöcher durch eine federnde Klemme verschlossen werden, durch ein luftdicht angepasstes Gummimundstück frei aus der Luft einathmen lassen; der durch ein Ventil getrennte Ausathmungsstrom passirt eine Gasuhr, die das gesammte ausgeathmete Volum misst, von dem ein aliquoter, genau bestimmter Theil abgesogen und auf seinen Gehalt an O und CO_2 (S. 70) untersucht wird. Man gewinnt so alle Daten für den O-Verbrauch und die CO_2-Ausscheidung.

Unter den gasförmigen Ausscheidungsproducten der Thiere hat man auch Wasserstoff und Grubengas (CH_4) gefunden, die letzteren besonders bei Herbivoren in nicht unbeträchtlicher Menge; höchst wahrscheinlich sind beide auf die per anum ausgestossenen Dickdarmgase sowie auf resorbirte und nach Tacke z. Th. durch die Lungen ausgeschiedene Darmgase zurückzuführen. Regnault und Reiset haben auch eine Zunahme des gasförmigen Stickstoffs in der Gesammtausathmungsluft gefunden, und zwar betrug diese Ausscheidung von gasförmigem N bei den Carnivoren einen nur geringen Werth, einen desto grösseren bei den Herbivoren. Indess scheint dies nur auf Verunreinigung ihres Sauerstoffs beruht zu haben, der nur sehr schwer absolut frei von Stickstoff zu erhalten ist, oder auf Diffusion von Stickstoff aus der Atmosphäre oder endlich auf per anum ausgestossene N-Gase. Nach den exacten Untersuchungen von H. Leo scheiden Kaninchen, welche zur Verhütung jeder N-Diffusion aus der Atmosphäre ganz in lauwarmes Wasser versenkt wurden, durch die Lungen höchstens $^1/_3$—$^1/_2$ Milligramm Stickstoff pro Kilo Thier und Stunde aus, aber selbst diesen niedrigen Werth betrachtet Leo als noch zu hoch.

	Körpergewicht in Kgrm.	O in Grm.	CO_2 in Grm.
Ochs	600	7950	10900
Pferd	450	3900	5200
Mensch	75	750	900
Schaf	70	840	1010
Hund	15	430	460
Katze	2,5	60	64
Kaninchen	2	44	56
Huhn	1	29	31
Frosch	0,03	0,05	0,045

Was die mittlere 24stündige Gesammtausscheidung an CO_2 und Gesammtaufnahme an O bei Körperruhe anlangt, so sind diese, so weit sie von Regnault und Reiset, Pettenkofer und Voit, Grouven und Henneberg, Pflueger, Zuntz u. A. festgestellt sind, für die Hauptvertreter der uns interessirenden Thierspecies vorstehend angeführt.

Der Einfluss der Thierspecies auf die Intensität des Athmungsprozesses, gemessen durch die Grösse der CO_2-Ausscheidung und O-Aufnahme, ist unverkennbar, wenn die obige Tabelle auf die Körpergewichtseinheit (1 Kgrm.) reducirt wird. Schon daraus erhellt, dass die Athmungsintensität nicht dem Körpergewicht parallel läuft.

Es nehmen auf pro Kgrm. Thier und 1 Stunde:

	O in Grm.	$\frac{CO_2}{O}$
Katze	1,01	0,77
Hund	1,19	0,77
Kaninchen	0,92	0,92
Huhn	1,19	0,93
Kleine Singvögel	11,64	0,78
Frosch	0,07	0,76
Maikäfer	1,02	0,81
Mensch	0,42	0,86
Pferd	0,35	0,91
Ochs	0,55	0,99
Schaf	0,49	0,98

Demnach schwankt der Sauerstoffverbrauch für die Gewichtseinheit der verschiedenen Thiere unter denselben Bedingungen innerhalb weiter Grenzen. Kleinere Thiere haben ceteris paribus eine grössere Athmungsintensität als grössere. Die stärkste Athmung zeigen die Vögel und zwar eine desto grössere, je kleiner sie selbst sind. Während die kleinen Singvögel die intensivste Athmung haben, in der gleichen Zeit fast 10mal so viel O verbrauchen, als z. B. Hühner, ist die Lebhaftigkeit der Athmung bei den Kaltblütern ausserordentlich gering. Ein ruhender Mensch von 75 Kgrm. verbraucht auf das Kgrm. pro Stunde 0,4 Grm. O. Im Allgemeinen stossen wir bei den Kaltblütern auf ein geringes, bei den Warmblütern auf ein sehr grosses O-Bedürfniss, auf das grösste bei den kleinen Singvögeln. Daher auch der verschiedene Erfolg, wenn man z. B. Warm- und Kaltblüter gleichzeitig in einen luftverdünnten Raum bringt, der im gleichen Vol. weniger O enthält als die Aussenluft. Während bei geringem O-Gehalt ein Meerschweinchen binnen kurzer Zeit in Krämpfe verfällt und schnell

zu Grunde geht, kann ein Frosch selbst in einem O-freien Raum viele Stunden am Leben bleiben.

Ebenso können Warmblüter die Absperrung der Luft nur ganz kurze Zeit ohne Schaden vertragen. Dauert die Absperrung einige Minuten, so gehen sie, in der Regel unter Krämpfen, zu Grunde, sie ersticken. Athmen Thiere eine Atmosphäre mit 50—70 pCt. Sauerstoff, so zeigt sich, wie dies Regnault und Reiset bereits festgestellt haben, keine wesentliche Aenderung der respiratorischen Verhältnisse; ungeachtet der gegenüber der atmosphärischen Luft $2^1/_2$ bis $3^1/_2$mal so grossen O-Spannung wird in der Zeiteinheit nicht mehr O aufgenommen, als aus gewöhnlicher Luft, und ebenso bleibt die Grösse der CO_2-Ausscheidung unverändert. Welches sind nun die Folgen der Herabsetzung des O-Gehaltes in der Athemluft? Der O-Gehalt kann bis auf $^2/_3$ sinken, sodass nur 14 Volumproc. O in der Luft enthalten sind, ohne dass eine merkliche Schädigung zu beobachten wäre; sinkt der O-Gehalt aber noch mehr, bis 10 pCt., so treten beim Menschen schon ernstliche Beschwerden auf, Athemnoth, Dyspnoe und bei einem O-Gehalt von 7 pCt. ($^1/_3$ Atmosphärendruck) der Tod ein. Bei noch weiterer Abnahme des O-Gehaltes der Athemluft bis zu 3 Volumproc. tritt bei Kaninchen schon nach 20 Minuten Erstickung, Suffocation ein.

Nach Paul Bert ist Sauerstoff von hoher Spannung allen Organismen, thierischen wie pflanzlichen, schädlich. Sobald der Sauerstoff eine Spannung von über 200 Ctm. Hg erreicht (in gewöhnlicher Luft beim Druck von 13 Atmosphären), gehen die Thiere unter Krämpfen zu Grunde.

Alle Momente, welche, wie gleich erörtert werden soll, die CO_2-Ausscheidung ansteigen bez. absinken lassen, in erster Linie die Muskelthätigkeit, beeinflussen in gleicher Weise den O-Verbrauch. Bei sehr angestrengter Muskelthätigkeit kann die O-Aufnahme, nach Katzenstein, auf das 8—9fache gegenüber der Ruhe ansteigen.

Grösse der CO_2-Ausscheidung unter verschiedenen Bedingungen. Die ausgehauchte CO_2-Menge steigt mit dem Kohlenstoffreichthum der Nahrung: bei vegetabilischer Nahrung ist sie grösser als bei Fleischnahrung, bei Fettkost kleiner. Beim Hungern sinkt die ausgehauchte CO_2-Menge rasch auf einen Werth herab, auf dem sie sich dann längere Zeit constant erhält. Im Zusammenhang mit der Nahrungsaufnahme (und der Darmarbeit) steht es wohl, dass die CO_2-Ausscheidung eine tägliche Periode hat, in gleicher Weise wie die Pulsfrequenz: sie zeigt den relativ niedrigsten Werth am Morgen, steigt des Vormittags über langsam an und erreicht nach der in der Regel auf Mittag treffenden Hauptmahlzeit ihr Maximum, um dann gegen Abend wieder abzunehmen und durch die Abendmahlzeit eine meist nicht sehr erhebliche Zunahme zu erfahren.

Weiter zeigt die CO_2-Ausscheidung Abhängigkeit vom Alter,

Geschlecht und der Constitution. Sie nimmt bei beiden Geschlechtern bis zur Zeit der Geschlechtsreife zu; beim Manne nach Tigerstedt viel stärker als beim Weibe, bei dem überhaupt, sowohl auf Körperkilo als auf die Einheit der Körperoberfläche, die CO_2-Abgabe viel kleiner ist. Jenseits des 60. Lebensjahres nimmt die CO_2-Ausscheidung etwas ab. Kleine Thiere scheiden ceteris paribus per Kgrm. mehr CO_2 aus als grosse.

Von dem mächtigsten Einfluss auf die CO_2-Ausscheidung erweisen sich die Muskelbewegungen. Nach Zuntz und Lehmann athmet ein gesundes Pferd in 1 Stunde bei Ruhe etwa 203 Grm. CO_2 aus, nach anhaltender Muskelbewegung (Arbeitsleistung) dagegen in der gleichen Zeit 1050 Grm. CO_2, also mehr als das Fünffache. Beim Menschen kann sogar sehr angestrengte Muskelthätigkeit (Bergsteigen) nach Katzenstein, im Einklang mit älteren Angaben von Smith, die CO_2-Ausscheidung bis auf das 8fache gegenüber der Ruhe in die Höhe treiben. Wie die Körperarbeit, steigert auch nach Zuntz und v. Mering die Darmarbeit d. h. die Thätigkeit der Darmmuskeln (und Darmdrüsen) während der Verdauung die CO_2-Abgabe und zwar nach Rubner und Magnus-Levy am stärksten nach Genuss von Eiweiss, reichlich auch nach Genuss von Kohlehydraten, am wenigsten nach Fettgenuss.

Umgekehrt nimmt im Schlaf, wo bis auf das Herz und die Muskeln, welche die Athembewegungen unterhalten, alle übrigen Körpermuskeln ruhen, auch die CO_2-Menge erheblich ab, und zwar nach Tigerstedt um etwa 30 pCt. Zu der Ruhe des überwiegenden Theils der Körpermuskulatur im Schlaf kommt auch noch die Nahrungsabstinenz (Fortfall der Darmarbeit) während des Schlafs hinzu, um die Grösse der CO_2-Ausscheidung bis auf den niedersten Werth herabzudrücken.

Den Einfluss der Aussentemperatur auf die CO_2-Ausscheidung anlangend, haben Ludwig und Pflueger gezeigt, dass bei Thieren die CO_2-Ausscheidung ansteigt, wenn die Zunahme der Umgebungstemperatur zugleich eine Zunahme der Eigenwärme des Thieres zur Folge hat, und umgekehrt dann sinkt, wenn die kältere Umgebungstemperatur auch ein Absinken der Eigentemperatur des Thieres zur Folge hat. Bleibt bei wechselnder Aussentemperatur die Eigenwärme der Thiere constant, so wird bei kalter Umgebungstemperatur etwas mehr CO_2, bei höherer Lufttemperatur etwas weniger CO_2 exspirirt.

Erhöhung des Luftdruckes, Athmen in comprimirter Luft bis zu $2\frac{1}{2}$ Atmosphärendruck bedingt keinen wesentlichen Unterschied in der O-Aufnahme und CO_2-Ausscheidung.

Starke und plötzliche Erniedrigung des Luftdruckes (Athmen der Thiere unter der Glocke der evacuirenden Luftpumpe) führt zum Tode, und zwar nach Hoppe-Seyler dadurch, dass infolge der Verminderung des Atmosphärendruckes ein Theil der Blutgase (hauptsächlich N und CO_2) frei wird und diese Gasblasen, da sie in den Lungencapillaren stecken bleiben, den Blut-

lauf durch die Lungen und somit den Gasaustausch zwischen Lungenblut und Lungenluft sistiren; daher gehen die Thiere unter den Zeichen der Erstickung zu Grunde. Aus dieser Erfahrung ergibt sich die praktische Regel, überall da, wo wie beim Brückenpfeiler- und Bergbau zeitweise in verdichteter Luft gearbeitet wird, den Uebergang letzterer zu atmosphärischer Luft langsam und allmälig vor sich gehen zu lassen.

Endlich soll auch das Licht von Einfluss auf die CO_2-Ausscheidung sein. Im Dunkeln exhaliren Frösche und Säugethiere weniger CO_2 als im Licht. Indess ist dieser Einfluss ein indirecter, dadurch bedingt, dass im Dunkeln die Thiere sich weniger bewegen und schlafsüchtiger werden als im Hellen.

Einfluss der Zahl und Tiefe der Athemzüge. Athmet man langsam und tief, so enthält das Volumen jeder einzelnen Ausathmung mehr CO_2 (bis zu 5,7 pCt.), als wenn man wie gewöhnlich athmet (im Mittel 4,34 pCt. CO_2), aber die Gesammtmenge von CO_2, welche in der Zeiteinheit ausgehaucht wird, ist kleiner, als die bei gewöhnlicher Frequenz und Tiefe der Athmung ausgeschiedene Menge. Athmet man schnell, so enthält die Luft jeder einzelnen Ausathmung, weil der Austausch zwischen Lungenblut und Lungenluft nur kürzere Zeit stattgefunden, weniger CO_2, die Gesammtmenge von CO_2 in der Zeiteinheit aber ist grösser, als bei gewöhnlicher Athmung, weil die relativen CO_2-Mengen der einzelnen Exspirationen nicht so stark abnehmen, als die Athmungsfrequenz zunimmt. Athmet man immer tiefer, so kommt ein Punkt, wo es gleichgültig ist, wie lange man die Luft in den Lungen behält, wo also der Gehalt der Exspirationsluft an CO_2 gleich bleibt. Hält man die Luft 100 Secunden lang in der Lunge, so kann nach Vierordt und Becher der CO_2-Gehalt der Ausathmungsluft, also auch der Lungenluft bis auf 8 Volumproc. ansteigen, darüber hinaus nimmt der CO_2-Gehalt nur noch höchstens um $^1/_2$ pCt. zu. Alle diese Aenderungen der Athemmechanik haben nur Einfluss auf die Entleerung der im Körper bereits gebildeten CO_2, sind dagegen nach Pflueger und Voit auf die CO_2-Bildung im Körper, also auf die innere oder Gewebsathmung (S. 91) ohne jeden Einfluss.

Theilte Vierordt eine Exspiration in zwei, möglichst gleiche nach einander aufgefangene Portionen, so fand er in der, aus den grösseren Luftcanälen stammenden ersten Hälfte: 3,7, in der zumeist Alveolarluft enthaltenden zweiten Hälfte: 5,4 Volumproc. Der Gehalt der gesammten einzelnen Athmung an CO_2 betrug 4,5 Volumproc., also annähernd genau das Mittel aus dem Gehalt beider Portionen.

Respiratorischer Quotient. Schon die Vergleichung der Zusammensetzung der Inspirationsluft mit der der Exspirationsluft (S. 70) lehrt, dass das Minus des O in der Ausathmungsluft gegenüber der Einathmungsluft grösser ist als das Plus der CO_2 in letzterer gegenüber ersterer. Wäre CO_2 die einzige Form, in welcher der eingeathmete O wieder aus dem Körper austritt, so

müsste das Volumen des aus der Inspirationsluft verschwundenen O dem der in der Exspirationsluft überschüssigen CO_2 gleich sein, da 1 Th. oder 2 Vol. CO_2 auch 2 Vol. O, also das gleiche Vol. O enthalten. Bei Carnivoren wird ausnahmslos viel weniger CO_2 ausgeathmet als dem verschwundenen O entspricht. Es muss also ein Theil des O zu anderen Zwecken als zur Oxydation des Kohlenstoffs zu CO_2 verbraucht werden, wahrscheinlich zur Oxydation anderer Substanzen, hauptsächlich des Wasserstoffs der organischen Verbindungen. Bei Herbivoren degegen erscheint annähernd ebenso viel oder nur um ein Geringes weniger CO_2 in der Ausathmungsluft als diese an O verarmt ist. Dem entspricht auch die Thatsache, dass bei Pflanzenfressern und bei vegetabilischer Nahrung durch die Gesammtathmung (vergl. Tabelle, S. 76) mehr O in Form von CO_2 ausgeschieden wird, als bei animalischer (Fleisch-) Nahrung; bei Pflanzenfressern beträgt das Volumverhältniss der ausgeschiedenen CO_2 zu dem aufgenommenen O oder der Quotient $\frac{CO_2}{O}$, von Pflueger als „respiratorischer Quotient" bezeichnet, 0,9—1,0, bei Fleischfressern nur 0,75—0,8 (vgl. Tabelle, S. 77, Stab 3). Die Omnivoren stehen auch in dieser Hinsicht zwischen den Carni- und Herbivoren; so beträgt beim Menschen der respir. Quotient im Mittel 0,82, wird bei vorwiegender (kohlehydratreicher) Pflanzenkost grösser, 0,88, bei vorwiegender Fleichkost kleiner, 0,78, am kleinsten bei Fettkost, 0,71. Bei hungernden Thieren, ob Carni-, Omni- oder Herbivoren, wird der respiratorische Quotient gleich (0,73) zum Beweise, dass bei hungernden Thieren die Oxydationen auf Kosten der Bestandtheile (Fleisch und Fett) ihres Leibes selbst unterhalten werden.

Alle organischen Nährstoffe brauchen, wenn sie im Körper oxydirt werden, dieselbe O-Menge als wenn sie an der Luft verbrennen. Die Kohlehydrate, z. B. Stärkemehl $C_6H_{10}O_5$ oder Traubenzucker $C_6H_{12}O_6$, enthalten an sich so viel O, als erforderlich ist, all ihren H in H_2O zu verwandeln; sie bedürfen also nur O, um den C zu CO_2 zu oxydiren; so braucht Zucker 6 Mol. $O_2 = O_{12}$ und dabei entstehen ebenfalls 6 Mol. CO_2, also ist das Vol. des aufgenommenen O gleich dem Vol. der gebildeten CO_2, somit $\frac{CO_2}{O} = 1$. Die Fette dagegen, z. B. Olein $C_{57}H_{104}O_6$, enthalten wenig O und viel H; es müssen 80 Mol. O_2 = 160 O aufgenommen werden, um (neben 52 Mol. H_2O) 57 Mol. CO_2 (= $C_{57}O_{114}$) zu bilden, also ist $\frac{CO_2}{O} = \frac{57}{80} = 0{,}71$. Complicirter liegen die Verhältnisse beim Eiweiss, weil dessen C nur zum Theil bis zu CO_2 oxydirt wird, ein anderer Theil nur bis zur Stufe des Harnstoffs. Hier hat sich durch eine etwas umständliche Berechnung der respir. Quotient zu 0,79 ableiten lassen.

Nunmehr gilt es zu zeigen, wie die Veränderungen, welche die Ausathmungsluft gegenüber der Einathmungsluft darbietet, zu Stande kommen. Dies führt uns auf das Athemorgan der

Thiere. Schon bei der Betrachtung des die Lungen eines lebenden Thieres durchsetzenden Blutes fällt der Farbenunterschied des in die Lungen eintretenden und des austretenden Blutes auf. Das Blut der (venöses Blut führenden) Lungenarterie sieht dunkelroth, carmoisinroth, in dünnen Schichten grün „dichroitisch" aus, während das aus den Lungen zum linken Herzen zurückkehrende Blut der Lungenvenen hellroth, scharlachroth aussieht und noch in dünnster Schicht ein deutliches Roth mit einem Stich in's Gelb zeigt. Dass die helle resp. dunkle Farbe des Blutes nur dem reichen resp. geringeren O-Gehalt zu verdanken ist, lässt sich dadurch erweisen, dass man durch Einleiten von Sauerstoff oder durch Schütteln mit Luft das dunkle Blut wieder hellroth, arteriell machen kann. Ferner ergiebt auch die Untersuchung der Blutgase (S. 87), dass in der That das hellrothe Blut mehr O (und weniger CO_2) enthält als das dunkelrothe. Man bezeichnet das hellrothe Blut, weil es, die Lungen ausgenommen, in den Arterien des Körpers kreist, als „arteriell" und das dunkle Blut, weil es, ebenfalls wieder von den Lungen abgesehen, die Venen des Körpers erfüllt, als „venös". Die Farbenveränderung des die Lungen durchströmenden Blutes, zusammengehalten mit den chemischen Aenderungen der Ausathmungsluft gegen die Einathmungsluft, macht es wahrscheinlich, dass beide der Effect eines Austausches zwischen dem venösen Blut der Lungenarterie und der Lungenluft sind.

Bau der Lungen. Die Lungen des Menschen und der Säugethiere sind nach dem Typus der acinösen Drüsen gebaut. Geht man von dem einfachsten Typus, der Amphibienlunge aus, so lassen sich diese auf Hohlsäcke zurückführen, welche an jedem der dichotomisch von der Trachea abgehenden Bronchien sitzen, wie beim Triton, oder auf solche Säcke, deren Innenwand eine Reihe in das Lumen hineinragender grösserer oder kleinerer Scheidewände trägt, die Lungenbläschen oder Alveolen, wie beim Frosch. Bei den Säugethieren verästeln sich die Bronchien ausserordentlich reich, zuletzt bis zu Bronchiolen von $^1/_{10}$ Mm. Durchmesser, und an jedem solchen Bronchialendästchen sitzt gewissermassen ein Analogon der Froschlunge, eine Bläschen- oder Alveolargruppe, ein säckchenartiges Gebilde, auch Infundibulum genannt, wie die Beere an ihrem Stiel. Der Innenhohlraum der Lungen ist durch diese Bläschenbildungen ausserordentlich vergrössert; die Gesammtoberfläche der Alveolen des Menschen berechnet sich etwa auf 90 Q.-Mtr. und ist danach mindestens 50mal grösser als die Körperoberfläche. Die Lungenbläschen, etwa 0,2 Mm. im Durchmesser, bestehen aus einer fast structurlosen Grundmembran, welche nach aussen reichlich von elastischen Fasern und Netzen durchzogen ist; letztere bedingen die grosse Dehnbarkeit und vollkommene Elasticität der Lunge. Nach innen, gegen den Hohlraum zu, liegt ihr das äusserst dichte, engmaschige Capillarnetz der Pulmonalarterie auf, dessen Lücken häufig enger sind als die Lichtung der Gefässe; allerdings ist die Lichtung der Lungencapillaren die weiteste, die überhaupt im Körper vorkommt. Die Gefässschlingen haften nur mit einem kleinen Theil ihrer Wand der structurlosen Membran an, so dass sie mit dem grössten Theil ihrer Fläche

frei in den Binnenraum hineinragen. Innen wird die Alveolarwand überzogen von einer Schicht platter, mit einer Membran, einem körnigen Inhalt und einem Kern versehener Epithelien, welche da, wo sie die Gefässschlingen überziehen, zu dünnen structurlosen Platten, Epithelschüppchen reducirt, gewissermassen durch den Druck des Blutes usurirt wird. Die einzelnen Bläschengruppen werden durch Bindegewebe, in welchem auch glatte Muskelfasern vorkommen, zu Läppchen oder Lobuli, diese wieder durch Bindegewebschichten zu Lappen oder Lobi zusammengefasst. Im interlobulären Bindegewebe (beim Rind und Schwein reichlich vorhanden) findet sich auch das bei erwachsenen Thieren nie fehlende schwärzliche Pigment. Letzteres ist nach dem Funde von L. Traube in der Lunge nicht präformirt, fehlt daher in den Lungen neugeborener Thiere und wird erst aus der mit Kohlenstaubtheilchen (Russ) beladenen Atmosphäre in die Lungen eingesogen. — Die aus dem Aortenbogen entspringenden Art. bronchiales versorgen die Wände der Bronchien; ihre Capillaren stehen an der Grenze der Alveolen mit denen der Art. pulmonalis in Verbindung. Demnach ist die Art. bronchialis als das ernährende, nutritive, die Art. pulmonalis als das functionelle Gefässgebiet anzusehen.

Die Luft in den Hohlräumen der einzelnen Infundibeln ist vom Blut getrennt durch das Endothelialrohr der Capillargefässe (S. 42) und durch die zarten, dünnen Plattenepithelien, welche die Alveolenwand nach dem Hohlraum zu überziehen. Es muss also der Gasaustausch zwischen Blut und Lungenluft durch jene hindurch erfolgen. Diese Wechselwirkung zweier oder mehrerer durch eine poröse Scheidewand getrennter Gase auf einander bezeichnet man als Aëro- oder Gasdiffusion.

Gesetze der Gasdiffusion. Da die Gase weder eine selbständige Form, wie die festen Körper, noch ein bestimmtes Volumen haben, wie die flüssigen Körper, vielmehr ihre Molecüle vermöge ihrer gegenseitigen Abstossung sich immer weiter von einander zu entfernen streben, so werden, wenn man zwischen zwei Gasmassen plötzlich eine Verbindung herstellt, beide einander durchdringen, bis eine gleichförmige Mengung beider erfolgt ist. Die Kraft, mit der sich die Gasmolecüle abstossen und vermöge deren sie nach allen Richtungen hin gleichförmig einen Druck ausüben, bezeichnet man als Spannung des Gases. Dieser Druck wird um so grösser sein, je mehr Gasmolecüle in einem gegebenen Raum sich befinden, und daraus folgt, dass die Spannung eines Gases umgekehrt proportional dessen Volumen ist (Mariotte'sches Gesetz). Sind zwei Gase durch eine poröse Scheidewand getrennt, so findet die Diffusion beider gleichfalls statt, nur dass die Geschwindigkeit, mit der die Diffusion sich vollzieht, eine verschiedene sein wird, je nach dem spec. Gewicht der Gase; leichte Gase, wie Wasserstoff oder Leuchtgas diffundiren viel schneller als Luft oder Chlorgas oder Kohlensäuregas. Die Anziehung zwischen Theilchen fester und gasförmiger Körper z. B. die von atmosphärischer Luft an der Oberfläche frei liegender fester Körper oder von CO_2 resp. NH_3 durch ausgeglühte Holzkohle bezeichnet man als Adsorption der Gase, die Anziehung zwischen Gasen und Flüssigkeiten als Absorption der Gase durch Flüssigkeiten; nach Clausius sind die absorbirten Gasmolecüle als verflüssigt anzusehen. Lässt man zu Ammoniakgas über Quecksilber ein

wenig Wasser aufsteigen, so wird das Gas vom Wasser so heftig absorbirt — 1 Vol. Wasser absorbirt 730 Vol. NH_3 — dass alsbald alles Gas verschwunden ist, infolge dessen die äussere Luft das Quecksilber in der Röhre in die Höhe treibt. Je höher die Temperatur der Flüssigkeit ist, desto weniger Gas absorbirt sie; beim Siedepunkt der Flüssigkeit ist ihre Absorption gleich Null. Die Absorptionsfähigkeit der verschiedenen Flüssigkeiten für dasselbe Gas, sowie die derselben Flüssigkeit für verschiedene Gase schwankt innerhalb der weitesten Grenzen. Als Absorptionscoëfficient einer Flüssigkeit für ein Gas bezeichnet Bunsen diejenige Zahl, welche angibt, welches Volumen Gas (auf 0° und 760 Mm. Barometerdruck reducirt) von 1 Vol. Flüssigkeit aufgenommen wird. Es nimmt 1 Vol. destillirtes Wasser auf:

°C.	N	O	CO_2	Luft
0	0,02	0,041	1,797	0,025
5	0,018	0,036	1,5	0,022
15	0,015	0,03	1,002	0,018
37	0,012	0,025	0,53	0,015

Im Wasser gelöste (indifferente d. h. mit dem Gas keine chemische Verbindung eingehende) Salze setzen den Absorptionscoëfficienten des Wassers herab und zwar um so stärker, je concentrirter die Salzlösung ist. Das absorbirte Gasvolumen ist vom Druck unabhängig; es wird stets dasselbe Gasvolumen absorbirt, gleichviel welches der Druck ist. Da aber nach dem Mariotte'schen Gesetz die Dichtigkeit eines Gases proportional ist dem Druck, unter welchem das Gas steht, und das Gewicht gleich dem Product aus dem Volumen in die Dichte ist, so wird, obwohl das aufgenommene Volumen dasselbe bleibt, doch die Gewichtsmenge des absorbirten Gases mit dem Druck proportional steigen und fallen (Henry-Dalton'sches Gesetz). Es ergibt sich daraus die wichtige Folgerung, dass ein Gas als von einer Flüssigkeit physikalisch absorbirt (im Gegensatz zu: chemisch gebunden) zu betrachten ist, wenn es daraus in Gewichtsmengen frei wird, welche dem Sinken des Druckes proportional sind, dass man somit unter der Luftpumpe, im Vacuum die absorbirten Gase freimachen kann.

Im Thierkörper haben wir es niemals mit einem Gase, sondern mit Gasgemengen zu thun, welche auf Flüssigkeiten wirken. Wenn über einer tropfbaren Flüssigkeit zwei oder mehrere Gase gleichzeitig stehen, so erfolgt die Absorption proportional dem Druck, welchen jeder der Gemengtheile ausüben würde, wenn er sich allein in dem vom Gasgemenge erfüllten Raum befände, da nach dem Dalton'schen Gesetz ein Gas auf das andere keinen Druck ausübt, vielmehr ein mit einem Gase erfüllter Raum für ein zweites Gas als luftleerer Raum anzusehen ist. Dieser die Absorption der Gemengtheile bedingende Druck heisst nach Bunsen der Partiär- oder Partialdruck. Der Partialdruck jedes einzelnen Gases in einem Gemenge hängt von dem Volumen ab, welches das betreffende Gas im Gemenge einnimmt. Steht also die atmosphärische Luft unter einem Druck vom 760 Mm. Hg, so würde, da die Luft rund aus 21 Volumproc. O und 79 Volumproc. N besteht, $0,21 \times 760 = 160$ Mm. Hg der Partialdruck sein, unter dem das Sauerstoffgas absorbirt wird, während die Absorption des Stickstoffs unter dem Druck $0,79 \times 760 = 600$ Mm. Hg vor sich gehen würde. Demnach kann 1 Vol. Wasser bei 37° aus der Luft

von O : $0{,}015 \times 0{,}21 = 0{,}003$, von N : $0{,}015 \times 0{,}79 = 0{,}012$ Vol. absorbiren.

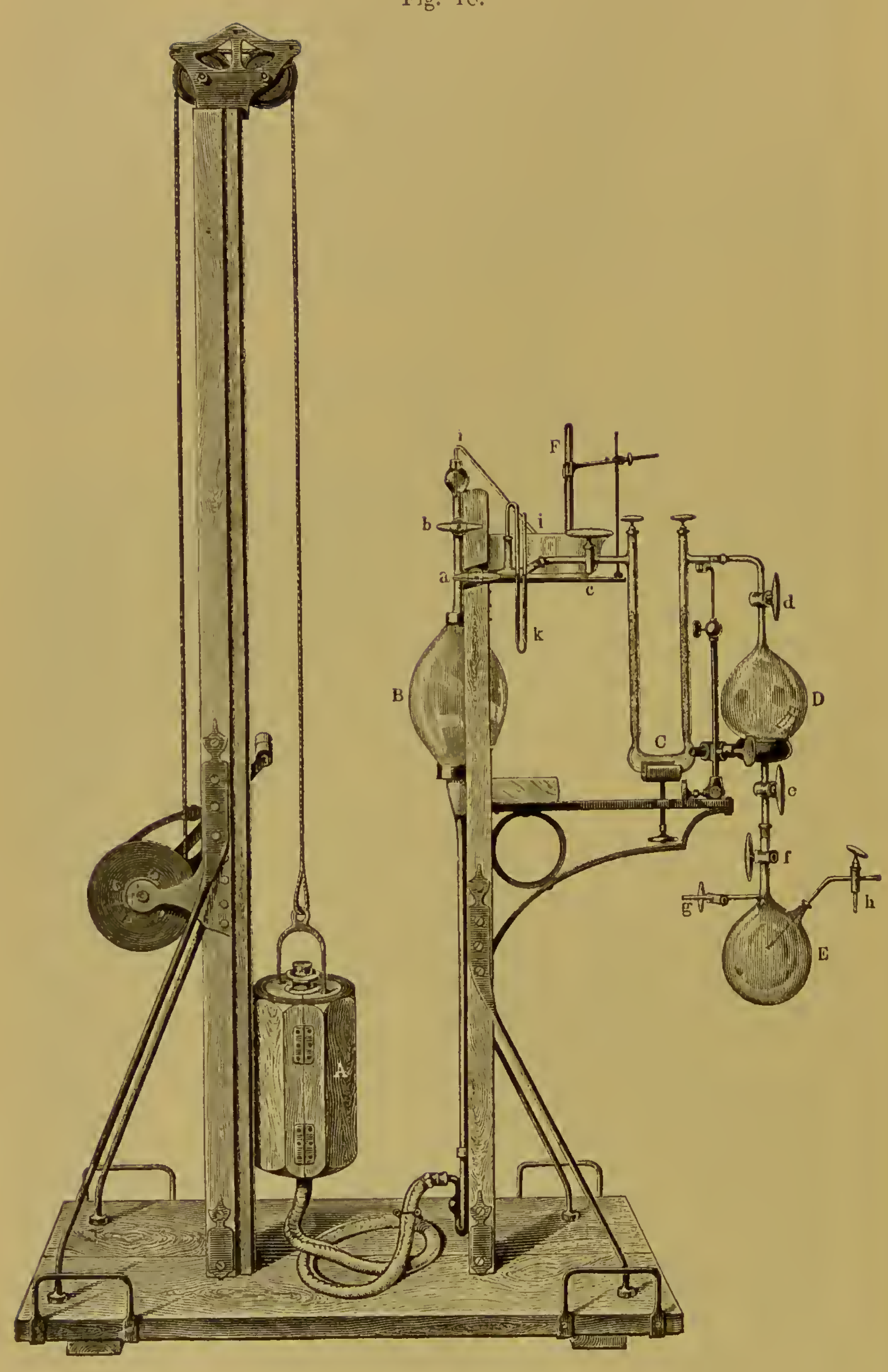
Steht über der ein Gas z. B. CO_2 absorbirt haltenden Flüssigkeit, sagen wir Wasser, ein anderes Gas z. B. atmosphärische Luft, so wird, da CO_2 in der Luft nur in Spuren vorhanden ist, also ihre Spannung gleich Null ist, so lange CO_2 aus der Flüssigkeit entweichen, bis die Spannungsdifferenz zwischen der CO_2 im Wasser und in dem darüber stehenden Luftraume sich ausgeglichen hat, bis also die in den Luftraum entwichene CO_2 eine gleiche Spannung mit der noch von der Flüssigkeit absorbirten erlangt. Unter Spannung einer gashaltigen Flüssigkeit versteht man den Partialdruck in Mm. Hg, welchen das betreffende Gas in der umgebenden Atmosphäre ausüben muss, wenn weder Aufnahme noch Abgabe von Gas seitens der Flüssigkeit stattfinden soll.

Leitet man einen Strom irgend eines indifferenten Gases z. B. Wasserstoff durch eine Flüssigkeit, so werden durch den H-Strom die von der Flüssigkeit absorbirten Gase mechanisch fortgerissen.

Demnach kann man aus einer, Gase absorbirt enthaltenden Flüssigkeit die absorbirten Gase austreiben: einmal durch Erhitzen bis zum Sieden, dann durch Herabsetzung des Druckes, der auf der Flüssigkeit lastet, indem man das Gefäss, in welchem die Flüssigkeit sich befindet, in Verbindung bringt mit einem Raum, dessen Druck man durch Auspumpen beliebig erniedrigen kann, und endlich dadurch, dass man ein anderes indifferentes Gas z. B. Wasserstoff im Strom hindurch- und so das absorbirte Gas mechanisch austreibt.

Gewinnung der Gase aus dem Blute. Der Physiker Magnus zeigte zuerst (1838), dass im Vacuum der Luftpumpe aus dem Blute Gase entbunden werden: CO_2, O, N und zwar aus dem arteriellen Pferdeblut mehr O als aus dem venösen und umgekehrt aus dem letzteren mehr CO_2 als aus ersterem. Lothar Meyer stellte dann (1857) fest, dass der Sauerstoff nicht in, der Druckverminderung proportionalen Mengen entweicht; erst wenn der Druck auf $^1/_{50}$ herabgesetzt ist, wird aller O frei. Nach dem Vorgange von Hoppe-Seyler mit dem Torricelli'schen Vacuum wurden dann von C. Ludwig und dessen Schülern mittels der Quecksilberluftpumpe eine Reihe von Blutgasanalysen ausgeführt. Pflueger hat die Quecksilberluftpumpe noch dadurch wesentlich verbessert (Fig. 18), dass er alle Theile des Apparates, die mit dem Blut und dessen Gasen in Berührung kommen, aus Glas herstellte und das Vacuum D in Verbindung brachte mit einem Gefässe C, das mit conc. Schwefelsäure getränkte Bimsteinstücke enthaltend die aus dem Blute neben den Gasen entwickelten Wasserdämpfe fixirt. Es geschieht dies aus dem Grunde, weil eine Atmosphäre, die bereits Wasserdampf enthält, langsamer andere Gase in sich eintreten lässt, als ein Vacuum, welches noch keine Gase oder Dämpfe enthält. Da das Blut, sobald es aus der Ader gelassen ist, rapide seinen Gasgehalt ändert (S. 88), so wird in Pflueger's Gaspumpe das Blut aus der in die Ader eingefügten Canüle direct und frei von jeder Luftbeimengung mittels des Hahns h in den Recipienten E einfliessen gelassen, der zuvor durch Auspumpen luftleer gemacht ist. Wird dann, nachdem h geschlossen, E durch Oeffnen des Hahns e mit dem Vacuum von D und damit auch mit B in Verbindung gesetzt, so entweichen aus dem in E eingeschlossenen Blute die Gase in das Vacuum, werden in C ihres Wasserdampfes entledigt und gelangen in

Fig. 18.



Gaspumpe von Pflueger.

die Flasche B, aus der sie nach Schliessen von Hahn c und Oeffnen von Hahn b durch Erheben des Quecksilbergefässes A mittels des Gasentbindungsrohres i in das in einer Quecksilberwanne G aufgestellte, mit Quecksilber gefüllte Eudiometerrohr F zum Zweck der Gasanalyse (S. 69) übergeführt werden.

Ueber die quantitativen Verhältnisse der Blutgase im Blute des Hundes ist Folgendes ermittelt worden: das arterielle Blut des Hundes gibt 18,4—22,6, im Mittel 21 Volumprocent (bei 0⁰ und 760 Mm. Hg-Druck) Sauerstoff an das Vacuum ab; das venöse Blut beträchtlich weniger, im Mittel 11,9 Volumprocent, doch kann in einzelnen Venengebieten der O-Gehalt weit unter 11 pCt. sinken; das Erstickungsblut führt kaum noch 1 pCt. O. Das arterielle Blut enthält im Mittel 34—40 Volumprocent CO_2, das venöse Blut ist reicher daran; sein Gehalt schwankt zwischen 43 und 48 Volumprocent; die höchsten Werthe, fast 70 Volumprocent fand Holmgren im Erstickungsblut. Stickstoff ist im arteriellen und venösen Blut zu 1,8—2 Volumprocent enthalten. Da man die Blutgase sämmtlich beim Evacuiren erhält, könnte man die Gase im Blut für nur absorbirt halten; indess liegen die Verhältnisse etwas verwickelter.

Dass der Sauerstoff im Blut nicht einfach absorbirt ist, geht schon aus der von Lothar Meyer festgestellten Thatsache (S. 85) hervor, dass die beim Evacuiren aus dem Blut entweichenden Gewichtsmengen von Sauerstoff durchaus nicht dem Henry-Dalton'schen Gesetze folgen d. h. dem Druck nicht proportional sind, sowie dass entgastes Blut Sauerstoff nicht proportional dem Druck aufnimmt. Weiter zeigt sich, dass das Blutplasma resp. -Serum nicht merklich stärker O absorbirt, als dies reines Wasser thut (S. 84); es könnte so das Blut bei 37⁰ nur 1,5 Volumprocent Luft = 0,3 Volumprocent O absorbirt enthalten. Ferner hat man beobachtet, dass die vom Blut aufgenommenen O-Mengen ziemlich genau mit denen übereinstimmen, welche der Blutkörperchenbrei (S. 8) allein oder eine Lösung des in dem Blutquantum enthaltenen Haemoglobin aufzunehmen vermag. Auch geht eine Haemoglobinlösung durch Einleiten bezw. Entziehen von O dieselbe Farbenänderung ein, wie das arterielle resp. venöse Blut. Es ist demnach der Sauerstoff chemisch gebunden und zwar an das Haemoglobin der rothen Blutkörperchen zu einer Oxyhaemoglobin genannten und durch ihre Krystallisationsfähigkeit (S. 16) ausgezeichneten Verbindung. Indess ist dies keine feste chemische, vielmehr eine lockere „dissociable" Verbindung, insofern sie schon zum Theil beim Trocknen der Krystalle über 0⁰ und vollständig im Vacuum zerlegt wird. Bei einer solchen Verbindung fester mit gasförmigen Körpern gehört zu jeder Temperatur eine gewisse Dissociationsspannung, die um so grösser ist, je höher die Temperatur, also bei Körperwärme beträchtlich grösser, als bei 0⁰ oder Zimmertemperatur. Durch Versuche am lebenden Thier wie mit reinen Haemoglobinlösungen haben Bert, Hüfner und Bohr ge-

funden, dass die Spannung des O im Blut bei Körperwärme etwa 80 Mm. Hg entspricht; sobald also der Partialdruck des O in der Umgebung unter diesen Werth absinkt, so beim Evacuiren bis etwa zu halbem Atmosphärendruck, dissociirt O um so stärker, je mehr der Partialdruck heruntergeht, bis schliesslich, wenn man sich dem Vacuum nähert, aller O frei wird, sodass nur noch reducirtes Haemoglobin vorhanden ist. Bezüglich des Spectralverhaltens des sauerstoffhaltigen und sauerstofffreien, reducirten Haemoglobin sei auf das oben (S. 18) Angeführte verwiesen. Die wirkliche Aufnahme von O in's Blut ist stets dem Gehalt desselben an Haemoglobin proportional: nach den Bestimmungen von Hoppe-Seyler u. A. bindet 1 Grm. Haemoglobin 1,56 Ccm. O (bei 0° und 760 Mm. Hg-Druck), sodass bei einem Durchschnittsgehalt des Blutes von 14,5 pCt. Haemoglobin rund 22 Vol. O von 100 Th. Blut gebunden werden könnten. Es steht dies im besten Einklang damit, dass aus arteriellem Blut im Mittel fast 21 Volumprocent O gewonnen worden sind. Das arterielle Blut ist nach Hüfner nur zu $^{14}/_{15}$ mit O gesättigt: durch ausgiebiges Schütteln mit Luft kann nach Pflueger sein O-Gehalt noch um 1—2 pCt. gesteigert werden.

Kommt das Blut aus der Ader, so geht in ihm eine „Zehrung“ d. h. Verzehrung des O vor sich. Direct in das Vacuum der Pflueger'schen Gaspumpe übergeleitet, giebt es eine erheblich grössere O-Menge ab, als wenn man es, namentlich bei Körpertemperatur (ca. 40°), stehen lässt. Bleibt es längere Zeit stehen, so wird sein O total verzehrt, es tritt dann der Streifen des reducirten Haemoglobin auf. Es findet also im Blut eine innere Oxydation statt.

Etwas verwickelter gestaltet sich die Bindung der CO_2 im Blut. Nach Zuntz, Fredericq u. A. enthält das Gesammtblut absolut mindestens $^1/_5$ mehr an CO_2 als das daraus abgeschiedene Serum, also müssen auch die rothen Blutkörperchen CO_2 enthalten, und zwar, wie es scheint, locker gebunden an das Haemoglobin. Entgast man das Blutserum im Vacuum, so erhält man den grössten Theil, etwa 24 Volumprocent CO_2 und nur ein kleiner Theil, nach Pflueger etwa 6 Volumprocent, entbindet sich erst auf Zusatz einer organischen oder Mineralsäure. Diesen letzteren kleineren Antheil muss man daher als chemisch fest gebunden betrachten, etwa wie in den alkalisch reagirenden Carbonaten die Kohlensäure nur durch eine stärkere organische oder Mineralsäure ausgetrieben wird. In der That ist im Serum zu fast $^1/_7$ der Mineralstoffe (S. 14) Natron enthalten und der grösste Theil desselben ist an CO_2 in Form von Natriumcarbonat gebunden. Diesen Theil erhält man nach dem Entgasen des Serum, wie gesagt, durch Zusatz einer Säure. Bringt man aber entgastes Serum mit gleichfalls entgastem Blutkörperchenbrei (S. 8) zusammen, so erhält man, nur durch Auspumpen allein und ohne dass man Säure hinzuzufügen braucht, ebenfalls jene 6 Volumprocent CO_2, woraus hervorgeht, dass die Blutkörperchen die Rolle einer Säure vertreten; man spricht in diesem Sinne von der „Blutkörperchensäure“. In

der That wirkt das Haemoglobin als Säure, insofern es nach Preyer im Vacuum aus Sodalösung CO_2 auszutreiben vermag; ähnlich verhält es sich mit Lecithin. Von den 24 Volumproc. CO_2, welche man durch einfaches Entgasen des Serum erhält, ist ein Theil einfach vom Serum absorbirt und entweicht daher proportional der Druckverminderung. Ein zweiter Antheil befindet sich in chemischer Bindung, wie schon daraus hervorgeht, dass Blutserum in Berührung mit CO_2 ausserordentlich viel mehr CO_2 aufnimmt, als dies reines Wasser thut. Es steht fest, dass ein Theil dieser CO_2 an das im Serum vorhandene Natriumcarbonat Na_2CO_3 locker gebunden ist zu saurem kohlensaurem Natron $NaHCO_3$; diese Verbindung ist nur bei einem gewissen Druck beständig; bei Druckabnahme zerfällt sie, „dissociirt" sie zu Natriumcarbonat und CO_2, die frei wird. Ein anderer Theil dieser auspumpbaren CO_2 mag an Dinatriumphosphat Na_2HPO_4 locker chemisch gebunden sein, ein Salz, welches gleichfalls im Blutserum vorkommt und CO_2 binden kann, indess kommt Natriumdiphosphat selbst im Blut von Carni- und Omnivoren nur in so geringer Menge vor, dass ein irgend beträchtlicher CO_2-Antheil davon nicht gebunden sein kann. Als weitere chemische Bindungsmittel für die CO_2 des Blutes kommen die Eiweissstoffe des Plasmas, die Globuline (S. 12) in Betracht, von denen Hoppe-Seyler und Sertoli gezeigt haben, dass sie, obwohl deutlich alkalisch reagirend, im Vacuum Sodalösung zerlegen und CO_2 entbinden, andererseits aber bei hohem Partialdruck der CO_2 im Stande sind, CO_2 zu binden. Diese Doppelnatur der Eiweissstoffe ist analog derjenigen, vermöge deren sie sowohl mit Säuren als mit Alkalien feste Verbindungen (Acid- und Alkalialbuminat) zu bilden befähigt sind (S. 12).

Nach Maassgabe neuerer Forschungen ist man zu folgender Auffassung gelangt: Im Serum und in den Blutkörperchen findet sich ein gewisses Quantum $NaHCO_3$ gleichmässig vertheilt; daneben ist im Serum eine gewisse Menge Alkali an Globuline gebunden, welche in dem Maasse abgespalten und in Bicarbonat verwandelt wird, als die Spannung der CO_2 zunimmt; zugleich bindet das Globulin selbst etwas CO_2. Analog ist in den Blutkörpern eine grössere Menge Alkali an Haemoglobin gebunden und bereit, durch neu hinzutretende CO_2 abgespalten zu werden. Die Verbindung des Haemoglobin mit Alkali scheint eine etwas festere zu sein, als die der Serumglobuline, denn bei niederem Partialdruck werden die letzteren vorwiegend zersetzt und erst, wenn der Druck höher steigt, beginnt starke Bindung durch die in den Blutkörpern aufgespeicherten Alkalien.

Der Stickstoff endlich, den das Blut zu 1,8—2 Volumproc. enthält, ist nur einfach absorbirt, vermag doch selbst Wasser bis 2 Volumproc. Stickstoff zu absorbiren (S. 84).

Gasaustausch zwischen Lungenluft und Lungenblut. Die eingeathmete resp. Alveolenluft ist durch zarte Epithelplatten und das Endothelialrohr der Lungencapillaren (S. 83) von dem in

den letzteren kreisenden Blut getrennt. Durch diese dünnen porösen Membranen hindurch muss der Gasaustausch stattfinden, wodurch die Geschwindigkeit des Durchtrittes kaum eine Verzögerung erfährt. Um zu den Blutkörperchen zu gelangen, muss der O zuvor das Plasma passiren, von dem er, den Absorptionscoefficienten des Plasma gleich dem des destillirten Wassers gesetzt, bei 37° zu knapp 0,3 Volumproc. absorbirt wird. Dem Plasma entziehen die Blutkörperchen des Lungenblutes, deren Haemoglobin z. Th. reducirt, O-frei aus dem Körperkreislauf zurückgekehrt ist, sofort den O, sodass wieder neuer O aus der Lungenluft in das Plasma übertritt, dem der O abermals schleunigst von den Blutkörperchen entzogen wird u. s. f. Als wesentliches Moment für die Schnelligkeit der Diffusion des O aus der Alveolenluft in das Blut kommt die starke Avidität des Haemoglobin zu O in Betracht: dadurch ist die Absorptionskraft des Blutes für O gegenüber der des Plasma gleichsam auf das 60fache vergrössert. Endlich ist zu berücksichtigen, dass vermöge der Schnelligkeit des Blutumlaufes (S. 59) jedes Blutkörperchen 1—2mal in der Minute durch die Lungen getrieben wird. Da die Hauptmenge des O im Blut sich in einer lockeren chemischen Verbindung befindet, ist auch bis zu einer gewissen Grenze der O-Gehalt des Blutes unabhängig vom O-Gehalt der Luft: der Partialdruck des O in der Luft kann bis auf das 3fache steigen oder bis auf die Hälfte sinken, ohne dass in O-Aufnahme Störungen erfolgen (S. 78).

Auf den Hochebenen der Anden, 4000 Mtr. über dem Meeresspiegel, bei einem Barometerdruck von 480 Mm. Hg, gedeihen Menschen und Thiere ebenso gut wie in der Tiefebene. Unterhalb 400 Mm. Hg-Druck dagegen, schon bei etwa halbem Atmosphärendruck (entsprechend einem O-Partialdruck von weniger als 80 Mm. Hg) vermag nach Hüfner das Haemoglobin nicht mehr eine dem Bedarf des Körpers genügende O-Menge aufzunehmen, daher in einer Höhe von rund 5900 Mtr. (bei weniger als halbem Atmosphärendruck) das Leben der Warmblüter kaum möglich ist. So wird es verständlich, wie bei der Ballonfahrt der Aëronauten Sivel und Crocé-Spinelli (1875) in einer Höhe von etwa 7000 Mtr. der Erstickungstod eintreten konnte. Bei einem Luftdruck von 300 Mm. Hg, entsprechend einer Lufthöhe von fast 7600 Mtr. fanden A. Fraenkel und Geppert den O-Gehalt des arteriellen Blutes beim Hunde von 16 bis auf 10 Volumprocent abgesunken.

Die CO_2-Abdunstung aus dem Lungenblut in die Alveolenluft erfolgt nach den Gesetzen der Diffusion. In der atmosphärischen Luft ist CO_2 nur in Spuren enthalten (S. 69), sie hat also so gut wie gar keine Spannung. Da aber nicht die ganze in der Lunge enthaltene Luft bei der Ausathmung ausgestossen wird, vielmehr stets noch ein Theil der Alveolarluft in der Lunge zurückbleibt, so begreift es sich, dass, wenn auch die eingeathmete atmosphärische Luft von CO_2 fast frei ist, doch durch die Mischung derselben mit der in den Lungen zurückgeblicbenen die Luft in den Alveolen zwar O-reicher und CO_2-ärmer werden, aber doch stets viel mehr

CO_2 enthalten wird, als die atmosphärische Luft. Der CO_2-Gehalt der Alveolenluft lässt sich nicht scharf bestimmen, doch dürfte derselbe den der Exspirationsluft nicht sehr erheblich übersteigen. Letzteren fanden Pflüger und Strassburg beim Hunde zu 2,8 Volumproc., also die CO_2-Spannung zu ($0{,}028 \times 760 =$) 21,3 Mm. Hg; wird die CO_2-Spannung der Alveolarluft gar um $1/3$ höher, was entschieden zu hoch gegriffen ist, veranschlagt, so würde sie in maximo 28 Mm. Hg erreichen. Da nun die Spannung der CO_2 im Blute des rechten Herzens, also auch im Lungenblut nach Strassburg beim Hunde (5,4 pCt. einer Atmosphäre =) 41,6 Mm. Hg beträgt, um 14 Mm. höher ist, wird ein Diffusionsstrom von CO_2 mit einer 14 Mm. Hg entsprechenden Triebkraft aus dem Blut in die Alveolenluft übertreten, bis die Spannung der CO_2 in beiden gleich geworden ist. Doch bevor dieser Gleichgewichtszustand erreicht ist, beginnt die Ausathmung und befördert nur einen Theil der Luft aus den Alveolen heraus. Für die CO_2-Diffusion und nicht minder für den O-Uebertritt ist es von grossem Vortheil, dass selbst durch die angestrengteste Ausathmung nicht die gesammte Luft aus den Lungen ausgetrieben wird. Denn machte die Ausathmung die Lunge luftfrei, so würde die Diffusion während der Ausathmung ganz sistiren müssen; die also nur während der Einathmung ermöglichte Diffusion könnte zu einer weniger vollständigen Abdunstung der überschüssigen CO_2 des Lungenblutes führen. Dadurch, dass stets Luft in der Lunge zurückbleibt, ist es ermöglicht, dass der Diffusionsstrom zwischen Lungenblut und Lungenluft stetig, nur mit Schwankungen hinsichtlich seiner Geschwindigkeit abläuft und dies ist für die Entfernung der überschüssigen Kohlensäure des Blutes in den Lungen wie für die O-Aufnahme möglichst vortheilhaft.

Gewebsathmung. So kommt es, dass das aus dem Körperkreislauf zurückgekehrte und in die Lungen getriebene dunkelkirschrothe „venöse“ Blut, durch Diffusion mit der Lungenluft hellroth, scharlachroth „arteriell“ geworden, zum linken Herzen strömt und diese dem Oxyhaemoglobin zu verdankende Farbe erhält sich auf dem ganzen Wege durch die Arterien bis in die Capillaren hinein, zum Beweis, dass innerhalb der Arterienbahn nur ein ganz geringer Theil des Blutsauerstoffs verbraucht, an Sauerstoff begierig aufnehmende, sog. reducirende Stoffe abgegeben wird. Dagegen ist das aus den Capillaren in die Venenwurzeln übertretende Blut wieder dunkelkirschroth, venös. Hieraus ergibt sich, dass in der Bahn der Capillaren ein beträchtlicher Theil des Sauerstoffs verschwindet, und zwar wie aus später beizubringenden Gründen zu schliessen ist, aus dem Blut in die Gewebe und Organe übertritt, in denen er verbraucht und dafür CO_2 an das aus den Geweben abströmende Venenblut abgegeben wird. Es geht demnach in den Geweben der umgekehrte Process vor sich als in den Lungen: es wird der Sauerstoff des Blutes zum Theil verbraucht, und zwar wird er zu den chemischen Pro-

cessen, die in den Geweben ablaufen, verwendet: zur Oxydation der organischen Verbindungen, welche die wesentlichsten Bestandtheile des Thierkörpers und der eingeführten Nahrungsmittel bilden. Das bei diesen Processen entstehende gasförmige Verbrennungsproduct CO_2 tritt in das aus den Organen abströmende Venenblut über aus demselben Grunde, aus welchem es aus dem Lungenblut in die Lungenluft übergeht, weil nämlich die CO_2-Spannung in den Geweben grösser ist als in dem sie durchsetzenden Blut; Strassburg fand erstere zu (7,7 pCt. einer Atmosphäre =) 58,5 Mm Hg, letztere = 41,6 Mm. Hg (S. 91). Den Vorgang der O-Aufnahme aus dem Blut und der CO_2-Abgabe an das Blut seitens der Gewebe bezeichnet man als Gewebsathmung oder innere Athmung. Der O-Verbrauch und die CO_2-Bildung in den Geweben variiren in ihrer In- und Extensität je nach den einzelnen Organen; beide sind am grössten in den Muskeln, demnächst in den grossen drüsigen Organen des Unterleibes. Diese in den Geweben vor sich gehenden Oxydationen sind die Quelle der thierischen Wärme.

Hoppe-Seyler und Pflueger haben die Lehre, dass der O-Verbrauch und die CO_2-Bildung hauptsächlich in den Geweben vor sich geht, durch experimentelle Erfahrungen und scharfsinnige Deductionen gestützt, die bei der Frage nach den chemischen Processen im Thierkörper berührt werden sollen. Es kann wohl die Frage nach dem Orte der Oxydationen als im Sinne der CO_2-Bildung in den Geweben entschieden erachtet werden. Dass daneben auch eine Oxydation im Blut stattfindet, soll in Anbetracht der schon erwähnten Erfahrung von der allmäligen Verzehrung des Blutsauerstoffs im Blut, das man bei höherer Temperatur sich selbst überlässt (S. 88), nicht geleugnet werden; nur ist die Oxydation im Blut gegenüber der in den Geweben stattfindenden von geringem Umfang.

Aus den quantitativen Verhältnissen der Gase des arteriellen und venösen Blutes ergibt sich noch ein bemerkenswerther Schluss auf die qualitative Differenz des Gaswechsels bei den Carnivoren und Herbivoren. Wir geben die Analysen des arteriellen Blutes (A) und des venösen Blutes (V) vom Hunde nach Ludwig und Schoeffer und vom Schaf nach Preyer, als den Repräsentanten der Carni- und Herbivoren, und zwar in Volumprocenten, auf Atmosphärendruck berechnet:

	Hund		Schaf	
	O	CO_2	O	CO_2
A	19,7	36,5	12,8	39,6
V	11,9	42,3	6,5	46,5
Δ	−7,3	+5,8	−6,3	+6,9

Danach ist der Ueberschuss von CO_2 im Venenblut nicht gleich dem Ueberschuss von O im Arterienblut. Beim Hund ist $\frac{CO_2}{O}$, aus den Blutgasen berechnet, = 0,8, beim Schaf = 1,1, während aus dem aufgenommenen Gesammt-O und der ausgeschiedenen Gesammt-CO_2 sich die Werthe von $\frac{CO_2}{O}$ oder der respiratorische Quotient (S. 81) zu 0,77 bez. 0,98 ergaben, sodass die Uebereinstimmung beider auf verschiedenen Wegen gewonnenen Werthe genügend genau ist.

Kann der Sauerstoff durch andere Gase vertreten oder ersetzt werden? Man hat in dieser Hinsicht eine grosse Reihe von Gasen geprüft, aber es hat sich als allgemeinen Schluss ergeben, dass kein anderes Gas den Sauerstoff zu substituiren fähig ist. Johannes Müller hat die Gasarten, welche ausser dem Sauerstoff unfähig sind, das Leben zu erhalten, in unschädliche oder indifferente und schädliche oder giftige Gase eingetheilt. Zu den indifferenten gehören Stickstoff und Wasserstoff. Diese können, vorausgesetzt, dass neben ihnen genügend Sauerstoff vorhanden ist, ohne Schaden geathmet werden; auch kann z. B. Wasserstoffgas das Stickstoffgas der atmosphärischen Luft ohne Nachtheil ersetzen. Dagegen gehen in reinem Wasserstoff- oder Stickstoffgas die Thiere aus Mangel an Sauerstoff unter Krämpfen zu Grunde.

Unter den schädlichen oder giftigen Gasen gibt es einige, welche vermöge ihrer chemischen Zusammensetzung als ein so starker Reiz auf die Schleimhäute einwirken, dass Krampf der Stimmritzenverengerer (Mm. crico-arytaenoidei laterales, Mm. arytaenoidei proprii et M. thyreo-arytaenoideus) eintritt, infolge dessen sie nicht in die Lunge gelangen, sie sind also uneinathembar, irrespirabel, so Chlorgas, rauchende Salzsäure, schweflige Säure, salpetrige Säure, Aetzammoniak, Stickoxyd. Die übrigen schädlichen Gase sind athembar, respirabel; ihre Anwesenheit in der Athemluft verhindert ihre Aufnahme in die Lungen nicht, dagegen wirken sie in gewissen Mengen giftig, selbst wenn daneben reichlich Sauerstoff vorhanden ist; dahin gehören Kohlensäure, Kohlenoxyd, Schwefelwasserstoff, Stickoxydul (Phosphorwasserstoff, Arsenwasserstoff, Cyan).

Kohlensäure führt, wenn sie neben reichlichem Sauerstoff in der Athemluft enthalten ist, bei 20 Volumproc. schnell zum Tode unter Erscheinungen, welche als Folgen einer deletären Einwirkung der Kohlensäure auf die nervösen Centralorgane zu deuten sind: Betäubung, Abnahme des Herzschlages und der Athemfrequenz bis zum schiesslichen Aufhören beider. Wenn CO_2 auch nur zu 2 bis 5 pCt. in der Athmungsluft ist, tritt nach einiger Zeit merkliches Unbehagen und bei dauerndem Gehalt von 4—5 pCt. CO_2 nach wechselnder Zeit der Tod ein.

Wo aus dem Erdinnern die Kohlensäure langsam hervordringt, bildet sie vermöge ihrer Schwere (sie ist $1\frac{1}{2}$ mal so dicht als Luft) am Boden eine Schicht von einem bis einigen Fuss Höhe. Während Menschen ohne Gefahr darin aufrecht gehen können, sterben Hunde, weil sie, am Boden hinkriechend, fast reine Kohlensäure einathmen (Hundsgrotte in Pozzuoli bei Neapel).

Das Kohlenoxyd CO, das infolge unvollständiger Verbrennung der Kohle d. i. Verbrennung bei ungenügendem Luftzutritt entsteht und (neben Kohlensäure und Kohlenwasserstoffen) in dem sog. Kohlendunst, sowie in dem (aus Steinkohlentheer bereiteten) Leuchtgase sich findet, zeigt schon schädliche Wirkungen, wenn es nur zu $\frac{1}{1000}$ Theil in der Athemluft enthalten ist, bei grösserem CO-Gehalt (1 bis mehrere Volumproc.) werden die darin athmenden Thiere zunächst benommen, die Herz- und Respirationsthätigkeit wird schwächer, es tritt Muskellähmung und schliesslich der Tod ein. Die giftige Wirkung des CO ist dadurch bedingt, dass, wie Cl. Bernard (1857) gefunden hat, für jedes in das Blut eintretende CO-Volumen ein gleiches O-Volumen austritt. CO hat noch grössere Avidität zum Haemoglobin als O, treibt daher letzteren aus dem Oxyhaemoglobin Volum für Volum aus und bildet mit dem Haemoglobin eine ebenfalls lockere chemische Verbindung, Kohlenoxydhaemoglobin, die, wenn auch locker, doch fester ist als Oxyhaemoglobin. Infolge Ueberführung des letzteren in CO-Haemoglobin werden die Blutkörperchen unfähig, den Athemprocess zu unterhalten. Sobald zwei Drittel des Oxyhaemoglobin durch CO ersetzt sind, vermag dem O-Bedürfniss der Säugethiere nicht mehr Genüge zu geschehen, die Thiere sterben. Ist die Athem- und Herzthätigkeit noch nicht erloschen, so kann durch reichliche Zufuhr reiner atmosphärischer Luft oder von Sauerstoff das Kohlenoxydhaemoglobin allmälig wieder zerlegt, das Kohlenoxyd durch die Lunge ausgeschieden und der normale Zustand wiederhergestellt werden. Eine Oxydation von CO durch den frei hinzutretenden Luftsauerstoff zu CO_2 erfolgt nicht.

Mit CO imprägnirtes Blut ist hellroth, scharlachroth, ganz so wie arterielles, meist noch eine Nuance heller roth. Blutreiche Organe CO-vergifteter Thiere sehen daher hellroth aus und werden weder bei längerem Stehen, noch selbst bei der Fäulniss dunkel, auch der Fäulniss widersteht CO-Haemoglobin. Mit CO gesättigtes Blut in hinreichender Verdünnung vor den Spalt des Spectroskops gebracht, zeigt wie das Oxyhaemoglobin beide Absorptionsbänder (S. 18), nur dass das erste (im gelben Theil des Spectrums nahe der D-Linie) dem zweiten (im Grün nahe der E-Linie) näher gerückt ist. Und diese Absorptionsbänder bleiben auch unverändert, wenn das Blut mit reducirenden Substanzen (Schwefelammonium, Stokes'sche Flüssigkeit, S. 19) behandelt wird; CO-Haemoglobin kann im Gegensatz zum Oxyhaemoglobin nicht reducirt werden. Der spectroskopischen Untersuchung kommt daher für die Feststellung der CO-Vergiftung eine entscheidende Bedeutung zu. — Sehr brauchbar ist auch Hoppe-Seyler's Probe für CO-Haemoglobin in der Modification von Salkowski. Während normales O-haltiges Blut, mit dem

20fachen Vol. Wasser verdünnt, auf Zusatz des gleichen Vol. starker Natronlauge eine schmutzig bräunliche Verfärbung annimmt, wird CO-haltiges Blut dadurch lebhaft hellroth.

Das Stickoxyd NO gehört zu den irrespirablen Gasen. Leitet man es in Blut bezw. in eine Haemoglobinlösung ein, so verhält es sich nach L. Hermann analog dem Kohlenoxyd. Ebenso wie durch CO wird durch NO der Sauerstoff aus dem Oxyhaemoglobin Volum für Volum ausgetrieben, es entsteht so Stickoxydhaemoglobin. Seine spectroskopischen Eigenschaften sind dieselben wie die des Oxyhaemoglobin.

Bemerkenswerth ist das Verhalten des Stickstoffoxydul N_2O. Während es, rein eingeathmet, in kurzer Zeit Athemnoth und Erstickung herbeiführt, kann es in einer Mischung von 2 Th. N_2O auf 1 Th. O längere Zeit ohne Nachtheil geathmet werden und bewirkt dann einen rauschartigen Zustand (deshalb von Davy „Lustgas" genannt) und eine leichte Narcose.

Schwefelwasserstoff, direct in Blut eingeleitet, verbindet sich mit dem Sauerstoff des Oxyhaemoglobin, wobei sich Wasser bildet und Schwefel frei wird ($O + H_2S = H_2O + S$). Das Blut verliert so seinen Sauerstoff, es entsteht reducirtes Haemoglobin, nach Hoppe-Seyler Schwefelmethaemoglobin, das Blut sieht dunkelroth bis schmutziggrün aus und zeigt nur das einfache Absorptionsband des Haemoglobin. Beim Einathmen von H_2S aber sterben Menschen, überhaupt Warmblüter, schon bevor diese Blutveränderung eintritt, infolge von Herzstillstand. Nach Thénard gehen Pferde zu Grunde, wenn die Athemluft in 1000 Th. 4 Th. Schwefelwasserstoff (also $^1/_{250}$) enthält.

Durch die ganze Thierreihe zieht sich gewissermassen als oberstes Gesetz, als ihre erste und nächste Existenzbedingung die Nothwendigkeit steten, freien Zutritts des Sauerstoffs der atmosphärischen Luft. Nur die niedersten Thiere unterhalten den Verkehr mit der Luft durch die ganze Leibessubstanz, so die Rhizopoden (Wurzelfüsser) und Infusorien. Bei allen übrigen Thieren finden sich besondere Organe, Athemorgane, welche den Verkehr mit der Luft vermitteln. Solche Organe finden sich in der Thierreihe aufsteigend in verschiedener Entwicklung. Bei den Strahlthieren und Räderthieren findet sich ein Wassergefässsystem; das Seewasser, welches Luft zu etwa $2^1/_4$ Volumproc. (S. 84), also auch Sauerstoff absorbirt enthält, dringt durch präformirte Kanäle in das Körperinnere ein und tritt dort mit dem eigentlichen Gewebe in Diffusionsverkehr. Bei den Arthropoden oder Gliederthieren (Insecten und Spinnen) findet sich das Trachensystem. Die an der Körperoberfläche frei in die sog. Stigmata sich öffnenden, mit Luft gefüllten Tracheen, elastische Röhren, an deren innerer Oberfläche eine aus dem sehr widerstandsfähigen Chitin gebildete Spiralleiste entlang läuft, welche die Röhren gegen Druck von aussen offen hält, spalten sich, je tiefer sie eindringen, vielfach und verbreiten sich in den feinsten Verzweigungen, die nach Kupfer bis zu den einzelnen Zellen der

Gewebe verlaufen. Die atmosphärische Luft unterhält hier unmittelbar mit dem Gewebe den Verkehr ohne Dazwischentreten von Blut. Die Luft sucht, wie Cuvier sagt, direct die Gewebe auf. Bei den höheren Thieren: Reptilien, Amphibien, Fische, Vögel und Säugethiere findet der Gaswechsel in besonderen Organen, Kiemen oder Lungen durch Vermittelung des Blutes statt. In den Kiemen der Fische haben wir gewissermassen eine nach aussen gestülpte Schleimhautoberfläche; eine jede Kiemenfalte entspricht einem Lungenlobulus, nur dass die freie Oberfläche nach aussen gestülpt ist und die Capillargefässe direct unter dem Epithel der Aussenfläche aufruhen. Beim Menschen und allen Säugethieren, bei den Vögeln, Amphibien, Reptilien und bei gewissen Spinnen (Lungenspinnen) kommen Lungen (S. 82) vor, deren zahlreiche Ausbuchtungen den Zweck haben, die Oberfläche und damit auch die der sich darauf verbreitenden Capillaren möglichst zu vergrössern. Die Amphibien und Reptilien besitzen im Larvenzustande Kiemen anstatt der Lungen.

Indess würde der einfache Diffusionsprocess, der Austausch zwischen der atmosphärischen Luft direct resp. der vom Wasser absorbirten Luft einerseits und dem Blute anderseits weder für das Athembedürfniss der Thiere ausreichen, noch würde ein stetiger Austausch zwischen äusserer Luft und Blut unterhalten werden können, wenn nicht für fortwährende Erneuerung der Luft, für Fortschaffung der verbrauchten und für Zufuhr neuer Luft gesorgt wäre. Auch die Grösse und der Umfang, in welchem diese Lufterneuerung, diese stetige Ventilation stattfindet, ist dem Athembedürfniss oder Sauerstoffverbrauch der einzelnen Thierklassen angepasst. Bei den tracheenathmenden Thieren kommt der Luftwechsel dadurch zu Stande, dass bei den Contractionen der Körperwandungen die elastischen Tracheenröhren zusammengedrückt werden, ihren Inhalt zu einem mehr oder weniger grossen Theil ausstossen, um bei Nachlass des Druckes sich wieder auszudehnen und dabei neue Luft von aussen einzusaugen. Bei den Fischen wird die Erneuerung der Luft befördert einmal durch das Schwimmen gegen den Strom, wobei das nach aussen gelagerte Athemorgan stets mit neuen lufthaltigen Wasserschichten in Berührung kommt, ferner und hauptsächlich dadurch, dass die Fische das Wasser durch die Mundspalte einziehen und es dann durch die Kiemenspalte wieder ausstossen, sodass es an den Kiemenlappen vorbeistreichend in möglichst allseitige Berührung mit den oberflächlich verlaufenden Blutgefässen kommt. Bei den lungenathmenden Thieren endlich wird der stetige Luftwechsel dadurch herbeigeführt, dass ein aus Muskeln gebildeter Mechanismus Luft in das Athemorgan, in den Lungenhohlraum einsaugt und wieder austreibt und dieses Spiel sich alternirend und rhythmisch das ganze Leben des Thieres hindurch wiederholt. Diesen Ventilationsvorgang bezeichnet man als die „Mechanik der Athmung“.

Unter den vicariirenden Athemorganen verdient die Darmathmung beim Schlammbeisser (Cobitis fossilis) Erwähnung. Dieses Thier schluckt Luft, deren Sauerstoff, wie schon Erman (1808) gefunden, im Darm zu Kohlensäure umgesetzt wird, daher das in Blasen aus dem After entweichende Gas nach Baumert nur $\frac{1}{2}$—$\frac{1}{3}$ so viel Sauerstoff enthält als die verschluckte Luft.

Die Schwimmblase der in grossen Tiefen lebenden Seefische enthält nach Biot (1807) bis zu 87 Volumproc. reinen Sauerstoff, sodass ein glimmender Spahn sich darin entzündet. Sticht man nach Moreau die Schwimmblase an und zwingt die Fische unter Wasser weiter zu leben, so sammelt sich allmälig wieder ein O-reiches Gasgemenge an; und zwar sind es nach Hüfner die die Schwimmblase innen auskleidenden Epithelzellen, welche aus dem umspülenden Blut den O, ungeachtet eines oft entgegenstehenden höheren Partialdruckes innerhalb der Blase, herausbefördern, gleichsam wie Drüsenzellen „secerniren“.

Hautathmung.

Auch von der Haut werden Gase abgegeben, vorwiegend Kohlensäure; daneben werden auch geringe Mengen von Sauerstoff aus der Luft von dem Blut der Hautgefässe aufgenommen; man spricht daher von einer Hautathmung, die man der Lungenathmung als Perspiration oder Perspiratio insensibilis gegenüberstellt. Da unmittelbar unter der Malpighi'schen Schleimschicht ein reiches Gefässnetz sich durch die ganze Haut verbreitet und das Blut in diesen Hautgefässen infolge der inneren oder Gewebsathmung CO_2-reich und O-arm ist, muss aus diesem Blut, dem die O-reiche und CO_2-arme Luft gegenübersteht, nach den Gesetzen der Gasdiffusion (S. 83) CO_2 in der Richtung nach aussen und umgekehrt O aus der Luft nach dem Blut zu strömen; ebenso wird aus dem wasserreichen Blut in die Aussenluft, wofern diese nicht mit Wasserdampf gesättigt ist, Wassergas abdunsten müssen. Freilich wird die Diffusion nicht so ergiebig und so schnell erfolgen, als in der Lunge, wo das Blut nur durch die dünne Capillarwand und die zarten Endothelien der Lungenalveolen von der Lungenluft getrennt ist, weil hier in der Haut sich zwischen Blut und Aussenluft ausser der Capillargefässwand sich die bald mehr bald weniger dicke und daher für Gase schwerer durchlässige Horn- und Schleimschicht der Haut befindet. Dem entsprechend ist auch die Menge der in 24 Stunden von der Haut ausgeschiedenen CO_2 sehr gering. Zur Bestimmung der Hautathmung bedient man sich desselben Verfahrens und derselben Apparate, wie bei der Untersuchung der Gesammtathmung (S. 72—76) und leitet die Lungenathmung mittels einer (Mund und Nase luftdicht abschliessenden) Gesichtsmaske, die mit einem, den Respirationsapparat durchsetzenden Rohr verbunden ist, nach aussen ab. Nach den Untersuchungen von Aubert, Fubini u. A. schwankt die Menge der in 24 Stunden von der Hautoberfläche des Menschen ausgeschiedenen CO_2 zwischen 3 und 5 Grm. = $\frac{1}{3}$—$\frac{1}{2}$ pCt. von der Gesammtausscheidung an

CO_2. Nach Zuntz, Lehmann und Hagemann beträgt beim Pferd in der Ruhe die Hautathmung etwa 3 pCt. von der Gesammtathmung. Ausser der Körperbewegung soll auch Zunahme der Aussentemperatur die Grösse der durch die Haut ausgeschiedenen CO_2-Menge steigern. Ueber die Grösse der O-Aufnahme seitens der Haut liegen nur indirecte unzuverlässige Bestimmungen vor. Man wird wohl kaum fehlgehen, wenn man, auf Grund der für die CO_2-Ausscheidung erhaltenen Werthe, die Grösse der O-Perspiration zu allerhöchstens $^1/_{100}$ der Gesammtausscheidung (S. 76) ansetzt. Bei den kleineren Warmblütern ist der CO_2-Verlust durch die Haut noch geringer als beim Menschen und beim Pferd; so beträgt nach Regnault und Reiset beim Hund die CO_2-Ausscheidung durch die Haut nur $^1/_{250}$ von der durch die Lungen ausgegebenen CO_2. Ist aber die Grösse der gasförmigen Hautausscheidung so gering, so kann ihre Behinderung, wie sie infolge experimentell herbeigeführter Ueberfirnissung der ganzen Hautoberfläche warmblütiger Thiere gesetzt wird und zuweilen den Tod zur Folge hat, nicht die Ursache des hierbei beobachteten tödtlichen Ausganges sein; da ferner ausser Wasserdampf und CO_2 keine wesentlichen anderen Stoffe von der Haut abgegeben werden, so kann auch nicht von einer Retention irgend welcher hypothetischen (bisher nicht nachgewiesenen) schädlichen Stoffe infolge unterdrückter Hautathmung (das sog. Perspirabile retentum) die Rede sein, vielmehr hängt, wie bei der Lehre von der thierischen Wärme dargelegt werden soll, der Tod ab von dem Sinken der Eigentemperatur der Thiere infolge stärkerer Wärmeabgabe seitens der gefirnissten Hautflächen.

Bei den Kaltblütern spielt die Perspiration zwischen dem Blut der Hautgefässe und der umgebenden Luft, zu welcher ihre feuchte, mit einem zarten Epithel besetzte Haut weit geeigneter ist, eine wichtige Rolle. Ja ihre ausgedehnte Perspiration kann die Lungenathmung so vollkommen ersetzen, dass man z. B. Fröschen die Lungen heraustreiben und abbinden kann, ohne dass deshalb die Thiere ersticken; ihr Gaswechsel ändert sich danach kaum merklich, nach Milne-Edwards wenigstens nicht bei niederer Aussentemperatur. Nach Klug wird bei Winterfröschen dreimal so viel CO_2 durch die Haut, als durch die Lungen ausgeschieden.

Die Wasserausscheidung durch die Haut beträgt beim ruhenden Menschen in 24 Stunden etwa 700—800 Grm. Ein wie grosser Antheil davon auf Rechnung des aus dem Blut direct in die Atmosphäre abdunstenden Wasserdampfes und wie viel auf Schweissbildung zu setzen ist, lässt sich nicht scharf entscheiden. Die dunstförmige Wasserabgabe ist nach Peiper auf der rechten Körperhälfte stärker als auf der linken: die Handflächen dunsten, für die gleiche Fläche, 2—3mal so viel ab, als die übrige Haut. Bei Kindern ist die Perspiration absolut kleiner als bei Erwachsenen, relativ jedoch grösser. Bei Thieren ist über den Umfang der Wasserausdünstung durch die Haut nur wenig Sicheres festgestellt:

nach Henneberg scheiden Ochsen im Tag 5—6 Kgrm. Wasser durch Re- und Perspiration aus, nach Sace ein unthätiges Pferd etwa 10 Kgrm.; bei Thieren, die in Bewegung sind, mag die Menge bis auf das Doppelte steigen.

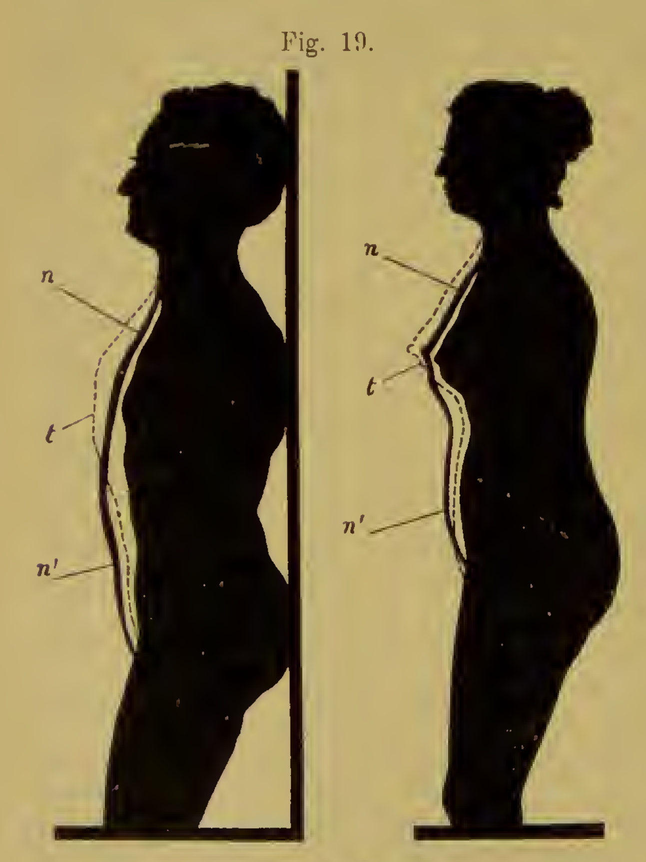
Mechanik der Athmung.

Die Mechanik der Athmung bei den Säugethieren lässt sich im Princip mit der eines Blasebalges vergleichen. Es wird der Hohlraum der Lungen abwechselnd vergrössert und verkleinert und damit atmosphärische Luft abwechselnd eingesogen und ausgestossen. Da die Lungen zwar grosse Dehnbarkeit und vollkommene Elasticität besitzen (S. 82), aber mangels eigener Muskulatur sich nicht activ erweitern können, so erfolgt ihre Dehnung indirect durch Erweiterung des Thoraxraums. Die Erweiterung heist Inspiration oder Einathmung, die Verengerung des Thoraxraums Exspiration oder Ausathmung; diese beiden Phasen wechseln in regelmässigen Intervallen, rhythmisch mit einander ab. Den einmaligen Ablauf beider Phasen, also eine Inspiration nebst der darauf folgenden Exspiration nennt man einen Athemzug.

Inspiration. Der von den Lungen ausgefüllte Hohlraum des Thorax hat meist die Form eines nach oben verjüngten abgestumpften Kegels. Die Erweiterung der Thoraxcapacität, die Formveränderung des Brustkastens erfolgt durch Muskelkräfte, und zwar hauptsächlich und beim ruhigen Athmen fast ausschliesslich durch das Zwerchfell. Dieses ist in Form eines Gewölbes beim Menschen schief von hinten und unten nach vorn und oben (bei den Vierfüsslern schief von hinten und oben nach unten und vorn, ganz besonders schräg von hinten und oben nach unten und vorn beim Pferd und Rind) zwischen Brust- und Bauchhöhle ausgespannt, hat eine asymmetrische Gestalt, seine rechte Hälfte steht wegen der darunter (resp. dahinter) liegenden Leber höher als die linke. Erfolgt nun die Zusammenziehung des Zwerchfells, so wird seine Wölbung abgeflacht, das Zwerchfell steigt nach unten (resp. hinten) und zwar am wenigsten sein sehniges Centrum, das beim Menschen nur um etwa 1 Ctm. heruntergeht. Das erschlaffte Zwerchfell schliesst sich glockenförmig an seine sehnige Mitte an, während das gespannte Zwerchfell sich in Gestalt eines stumpfen Hohlkegels an das sehnige Centrum anschliesst. Bei gesunden Männern (seltener bei Frauen und Kindern), die in liegender Stellung sich befinden, sieht man nach Litten schon bei normaler, ruhiger Athmung die Zwerchsfellbewegungen am Thorax in Gestalt einer seichten Wellenbewegung an den seitlichen Partien der Intercostalräume. Steigt nun das Zwerchfell bei der Einathmung herab, so übt es einen Druck auf die Contenta der Bauchhöhle, von denen die meisten, mit tropfbaren Flüssigkeiten getränkt, so gut wie incompressibel sind, abgesehen von dem Darm, dessen Gase zusammendrückbar sind: es pflanzt sich so der Druck auf die Bauch-

wandungen fort, indem das Zwerchfell die Baucheingeweide gleichsam als Stempel gegen die Bauchwandungen vortreibt. Da die Wirbelsäule so gut wie gar nicht, die Seitenwandungen der Bauchhöhle, überall da, wo sie wie beim Menschen, überhaupt bei den Omni- und Carnivoren kurz sind, nur wenig ausweichen können, so wird die lange vordere (resp. untere) Bauchwand vom Schwertfortsatz des Brustbeins bis zur Symphyse, und in geringerem Maasse das Diaphragma pelvis, die Gruppe der Dammmuskeln vorgetrieben. Beim ruhig athmenden Mann sieht man daher fast nur die Bauchwandungen sich bewegen, und zwar wölbt sich die Oberbauchgegend bei der Inspiration nach vorn, um bei der Exspiration wieder zurückzuweichen. Diese ruhige Art des Athmens „Eupnoe", die in der Regel beim Manne zu beobachten ist, heisst Abdominaltypus der Respiration im Gegensatz zu dem bei Frauen gewöhnlich vorkommenden Costaltypus (richtiger Costoabdominaltypus), bei welchem die Zwerchfellbewegung schwächer und daher die Hervorwölbung der Oberbauchgegend gering ist, vielmehr die Rippen, insbesondere die oberen sich bewegen und daher die Volumzunahme vorwiegend den oberen Theil des Thorax trifft (Wallen und Wogen des Busens). Hier kommen als Athemmuskeln die Mm. scaleni in Betracht, welche, indem sie an den beiden ersten Rippen einen Zug ausüben, an dem ganzen Umfang des Brustkorbes heben und eine Bewegung einleiten, infolge deren das Sternum in die Höhe bewegt und mit seinem unteren Theil aufgekippt wird.

Fig. 19.



Athembewegungen beim
Mann. Weib.

Die von Hutchinson (1846) entworfenen Schattenrisse (Fig. 19) zeigen die Unterschiede der Athemtypen. Der vordere Contour der Profilsilhouetten, welcher der ruhigen Ausathmung entspricht, rückt bei ruhiger Einathmung bis zur Grenze der Linien n n' vor; die grösste Excursion, entsprechend der grössten Dicke dieser Linien, fällt beim Manne in den Bauchtheil, beim Weibe in den Brusttheil, zum Zeichen, dass schon bei der Eupnoe des Weibes die Rippen merklich mitwirken. Bei der tiefsten Inspiration, wo der vordere

Contour bis zur gestrichelten Linie vorrückt, verwischen sich die Unterschiede der Typen, insofern bei beiden Geschlechtern die Rippenathmung über die Bauchathmung und damit die Excursion des Brusttheils über die des Bauchtheils überwiegt.

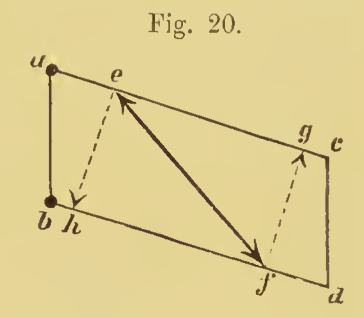
Im Schlafe ist nach Mosso auch beim Manne die Brustathmung stärker als die Bauchathmung.

Bei allen Thieren mit langer Bauchwandung und dem entsprechend langen Seitenwandungen, bei der Mehrzahl der Herbivoren sieht man die Hervorwölbung mehr an den seitlichen Partien der Bauchwandungen, an den Flanken (Abdominalathmung), bei Hund nnd Katze ausgeprägtes Costalathmen.

Als Rippenheber fungiren ferner die Mm. intercostales externi, welche beim Menschen von hinten und oben nach unten und vorn verlaufend nach der zuerst von Hamberger (1727) aufgestellten Theorie, im Verein mit dem zwischen den Rippenknorpeln ausgespannten Theil der Intercostales interni, den sog. Intercartilaginei, die unteren Rippen gegen die oberen heben.

Die inspiratorische Wirkung der Mm. intercostales externi hat Hamberger, wie folgt, bewiesen: Seien a c und b d zwei Rippen, a und b die Drehpunkte derselben an der Wirbelsäule, c d das Sternum, so dass a b c d ein veränderliches Parallelogramm mit feststehender Seite a b darstellt, ferner e f die Richtung und der Zug des Intercost. ext., welcher auf a c nach abwärts, auf b d nach aufwärts wirkt und im Ruhezustande für den Punkt e und für f gleich ist. Von beiden schief wirkenden Kräften kommen nur die an den Rippen senkrecht angreifenden Componenten, also für a c die Kraft e h, für b d die Kraft f g in Betracht; beide, die aufwärts wirkende f g wie die abwärts wirkende e h sind an sich gleich; da aber f g an dem längeren Hebelarm b f, e h nur an dem kurzen Hebelarm a e angreift, so hat f g das Uebergewicht, bewegt die Rippe b d und damit auch a c aufwärts; Rippenhebung ist aber mit Inspiration identisch. — Für die in entgegengesetzter Richtung zwischen den Rippen ausgespannten Mm. intercostales interni ergibt eine analoge Betrachtung, dass sie die erhobenen Rippen herabziehen, also exspiratorisch wirken. Die zwischen den Rippenknorpeln gelegenen Theile der Interni (die Intercartilaginei) sind dagegen Inspiratoren, wirken aber vielleicht nur bei erschwerter Athmung mit.

Fig. 20.



Davon abgesehen, setzen die Externi und Intercartilaginei der inspiratorischen Einziehung (Einsinken) der Intercostalräume unter dem verstärkten elastischen Zuge der Lunge (S. 107) ein Gegengewicht. Das Umgekehrte gilt für die Interni.

Stellen sich der Erweiterung des Thorax Hindernisse entgegen oder erfolgt die Inspiration tief, so treten noch andere Muskeln in Action, die sog. accessorischen Athemmuskeln, zunächst die, welche vom Stamm zu den Rippen verlaufend bei ihrer Verkürzung

die Rippen heben, die Mm. levatores costarum longi und breves und der Serratus posticus sup. Physiologisch beim Ausseratheinsein oder pathologisch in Fällen starker Athemnoth „Dyspnoe", treten dann noch eine Reihe anderer Muskeln für die Inspiration in Thätigkeit, so der M. sternocleidomastoideus, welcher bei (mittels Steifung der Nackenmuskeln) fixirtem Kopf das Schlüssel- und Brustbein und damit die oberen Rippen hebt, der M. cucullaris, welcher mittels seiner Scapularportion durch Erhebung des Schulterblattes den Thorax des Schultergewichtes entlastet, ferner der M. pectoralis minor (und major), welche bei aufgestützten Armen „Orthopnoe" und dadurch festgestellten Schultern den Thorax zu erweitern vermögen, endlich der M. serratus anticus major, der bei durch die Mm. rhomboidei festgestelltem Schulterblatt die Rippen ein wenig heben und so den Thorax erweitern kann.

Rippenbewegung. Infolge der Befestigung der Rippen mittels der Knorpeln an dem Brustbein und ihrer zwiefachen gelenkigen Einfügung an den Wirbelkörpern und an deren Querfortsätzen können die Rippen, welche allesammt von hinten nach vorn abwärts geneigt sind und zwar am stärksten die erste, am geringsten die zweite, die nächstfolgenden bis zur zwölften in allmälig wieder zunehmender Stärke, einmal gehoben werden, wobei das vordere Ende derselben einen Bogen nach vorn und oben (resp. nach vorn) um das höher liegende hintere Ende beschreibt, also erhoben wird und zugleich sich in horizontaler Richtung von der Wirbelsäule entfernt, und ferner um ihre Längsaxe gedreht werden, wobei der untere (resp. hintere) Rand der Rippen und Rippenknorpel nach aussen und vorn (resp. unten) gewandt, aufgekippt wird. Beim Pferd werden die Rippen ein wenig nach vorn gezogen und der hintere Rand der Rippen etwas nach aussen gewendet; zugleich werden die 10 falschen Rippenpaare ein wenig gehoben und fast horizontal zur Wirbelsäule gestellt.

Ausser am Thorax und Abdomen treten noch anderwärts inspiratorische Bewegungen auf, welche gar keine Aenderung des Thoraxvolums bewirken und die deshalb begleitende oder concomitirende Athembewegungen heissen. Bei jeder Inspiration steigt der Kehlkopf infolge der Zusammenziehung der Mm. sternohyoidei und sternothyreoidei herab, und die Stimmritze, welche beim ruhigen Athmen mässig weit offen ist, wird beim energischen Einathmen durch die Mm. crico-arytaenoidei postici erweitert. Auch der weiche Gaumen wird bei jeder etwas tieferen Einathmung in die Höhe gezogen (M. levator veli palatini und azygos uvulae), endlich werden bei Athemnoth auch die Nasenflügel erhoben (M. levator alae nasi), ein Vorgang, der bei manchen Thieren z. B. den Kaninchen schon in der Norm statthat. Beim ruhig athmenden Pferde erweitern sich die Nasenlöcher nur wenig, bei Athemnoth spielen die Nasenflügel mächtig. Die Erweiterung der Nasenlöcher und der Stimmritze sowie die Hebung des weichen Gaumens erleichtern den Zutritt der Luft zu den Lungen. Bei höchster Athem-

noth wird der Mund geöffnet und durch Herabziehen des Unterkiefers die Mundhöhle inspiratorisch erweitert (Luftschnappen).

Bedeutung der Nasenhöhle für die Athmung. Beim ruhigen Athmen und freien Nasenhöhlen bleibt in der Regel der Mund geschlossen. Der eingesogene Luftstrom streicht durch die Nasen- und Rachenhöhle (Cavum pharyngonasale), bevor er in die Luftröhre tritt, und dies hat nach Aschenbrandt u. A. die wichtige Bedeutung, dass dadurch die Inspirationsluft bis zu etwa 30° C. vorgewärmt und mit Wasserdampf fast bis zur Sättigung beladen wird; dadurch wird eine Reizung der Lunge durch zu kalte oder zu trockene Luft verhütet. Zugleich können der Luft beigemengte Staubpartikelchen u. A. von den labyrinthischen Nasengängen abgefangen und so unschädlich gemacht werden.

Exspiration. Lässt der Druck des Zwerchfells, überhaupt die Zusammenziehung der Inspirationsmuskeln nach, so beginnt die Exspiration. Die ruhige Exspiration ist ein rein passiver Vorgang, geht ohne jede Muskelaction vor sich, indem Alles seinem Gleichgewicht zustrebt, der gehobene Thorax vermöge seiner Schwere herabsinkt, die torquirten Rippen und Rippenknorpel in in ihre Gleichgewichtslage zurückkehren, die elastische Spannung der Bauchwandungen nachlässt, die comprimirten Darmgase sich wieder ausdehnen und das Zwerchfell in die Höhe treiben, endlich die durch die Inspiration ausgedehnten Lungen vermöge ihrer Elasticität (der Brustwand anhaftend) sich retrahiren; auf letzteres Moment kommen wir noch zurück (S. 107). Stellen sich der Exspiration Widerstände entgegen, so treten zu deren Ueberwindung Muskelkräfte in's Spiel; auch werden diese für die energischen Ausathmungen, wie sie bei einer Anzahl Verrichtungen, so Sprechen, Rufen, Singen, Blasen erforderlich sind, fortwährend in Anspruch genommen. Solche Muskeln sind die Mm. intercostales int., welche die gehobenen Rippen herunterziehen, der Serratus posticus inf., der die 4 unteren Rippen abwärts bewegt, der Triangularis sterni, der die Knorpel der 3.—6. Rippe herabzieht, endlich der Latissimus dorsi, welcher bei jedem Hustenstoss mitwirkt. Noch kräftigere Exspirationen geben die Bauchmuskeln, die Mm. rectus, obliqui und transversus abdominis, sowie der Quadratus lumborum ab, indem sie bei ihrer Contraction auf die Baucheingeweide drücken und diese als Stempel gegen das Zwerchfell, das dadurch in die Höhe getrieben wird, verwenden. Die Bauchmuskeln sind es auch, mit deren Hilfe das Sprechen, Rufen, Singen, Blasen etc. zu Stande kommt. Ausserdem sind sie bei der Action der Bauchpresse (prelum abdominale) ganz wesentlich betheiligt, indem die genannten Bauchmuskeln, welche sonst dem Zwerchfell entgegen wirken, also des letzteren Antagonisten sind, mit dem Zwerchfell vereint wirken, um die Contenta der Bauchhöhle: den Mastdarm, die Harnblase, die schwangere Gebärmutter zu entleeren. Bei der Exspiration wird die Capacität des Thoraxraums in allen drei Dimensionen vermindert.

Innervation der Athemmuskeln:

	Muskel	Nerv
Ruhige	Diaphragma	N. phrenicus. Plex. cervicalis.
	Scaleni (nur beim Weib)	Rr. muscul. Pl. cerv. et brachial.
	Intercostales externi	Nn. intercostales } Nn. dorsales.
angestrengte Einathmung	Levatores costarum longi et breves	Rr. postici } Nn. dorsales.
	Serratus posticus sup.	Nn. dorsal. scapul. Pl. brach.
	Sternocleidomastoideus	Rr. externi n. accessorii.
	Cucullaris	Rr. muscul. Pl. cervic.
	Pectoralis minor	N. thoracic. ant. } Pl. brach.
	Rhomboidei et	N. thoracic. long. } Pl. brach.
	Serratus antic. maj.	Nn. intercostal. — Nn. dorsales.
concomitirend	Sterno- hyoideus	R. descendens n. hypoglossi.
	Sterno- thyreoideus	R. descendens n. hypoglossi.
	Crico-arytaenoideus posticus . .	N. laryngeus inf. n. vagi.
	Levator veli palatini	Rachenfasern vom N. facialis und vom N. vagus.
	Azygos uvulae	Rachenfasern vom N. facialis und vom N. vagus.
	Levator alae nasi	R. zygomaticus n. facialis.
angestrengte Ausathmung	Serratus postic. inf.	N. thoracic. dorsal. Pl. brach.
	Latissimus dorsi	N. thoracic. dorsal. Pl. brach.
	Intercostales interni	Nn. intercostal. — Nn. dorsales.
	Triangularis sterni	Nn. intercostal. — Nn. dorsales.
	Rectus abdominis	Nn. muscul. abd. — Nn. dorsal. VIII—XII.
	Obliquus ext. abdominis	Nn. muscul. abd. — Nn. dorsal. VIII—XII.
	Obliquus int. abdominis	Nn. muscul. abd. — Nn. dorsal. VIII—XII.
	Transversus abdominis . .	Nn. muscul. abd. — Nn. dorsal. VIII—XII.
	Quadratus lumborum	Rr. muscul. Pl. lumbalis.

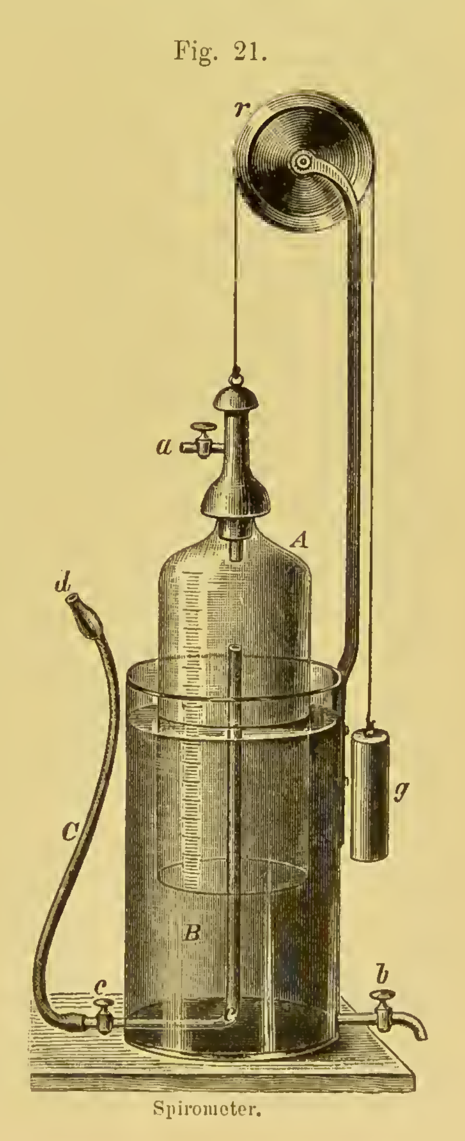
Formveränderungen des Thorax. Durch die inspiratorische Abflachung des Zwerchfells, durch welche gewissermassen ein Theil des Bauchraums zu der Thoraxhöhle hinzukommt, wird letztere hauptsächlich im Längsdurchmesser von oben nach unten (resp. bei den Vierfüsslern in der Richtung vom Kopf- zum Schwanzende), in den unteren Partien im Tiefendurchmesser: in der Richtung von der Bauch- zur Rückenfläche (sterno-vertebraler Durchmesser) und im Querdurchmesser von rechts nach links (transversaler Durchmesser), ferner durch die Bewegungen der Rippen im Tiefen- und im Querdurchmesser erweitert. Diese Erweiterung ist am geringsten im oberen Theile des Brustkorbes und nimmt nach unten (resp. hinten) successive an Umfang zu. Die Grösse dieser Formveränderungen des Thorax ist einmal nach dem Typus, sodann nach der Tiefe der Athmung verschieden. Bei dem Abdominaltypus findet vornehmlich Zunahme des Längsdurchmessers statt, bei dem Costaltypus vornehmlich des Quer- und Tiefendurchmessers. Je tiefer die Athmung wird, desto mehr verwischen sich die Unterschiede des Typus, und es nimmt die Vergrösserung des Tiefen- und Querdurchmessers auf Kosten derjenigen des Längsdurchmessers zu. Der obere Brustumfang, mittels eines Messbandes bestimmt, beträgt in der Ruhestellung des Thorax: dicht unter den

Armen bei Männern 88, bei Weibern 80—82 Ctm., der mittlere Brustumfang: in der Höhe des Schwertfortsatzes 82 bez. 78 Ctm.; nach tiefster Inspiration 7 bez. 6 Ctm. mehr. Der Tiefendurchmesser mittels des auf das Brustbein bez. die Linea alba und die Dornfortsätze der Wirbel aufgesetzten Tasterzirkels gemessen, nimmt nach Sibson beim ruhigen Einathmen, auf dem Brustbein gemessen, nur ganz unerheblich, auf der Mitte des Bauches gemessen, um $^3/_4$ bis kaum 1 Ctm. zu; bei tiefer Inspiration fast um 3 Ctm. Beim Pferd bestimmte Colin die Zunahme des Längsdurchmessers der Brusthöhle beim ruhigen Athmen zu 10—12 Ctm., die des Querdurchmessers zwischen dem 11. und 12. Rippenpaar zu 3 Ctm.

Zur Aufzeichnung der respiratorischen Thoraxbewegungen bedient sich Knoll eines flaschenförmigen Kautschuksackes, der in der Oberbauchgegend um den Leib geschnallt und mit einer Marey'schen Registrirtrommel (s. Fig. 7, M, S. 39) verbunden wird „Pneumograph". Bei der Einathmung geht der Schreibhebel aufwärts, bei der Ausathmung abwärts, und zwar sind die Excursionen um so grösser, je stärker und tiefer die resp. Phasen sind.

Die Grösse der ein- und ausgeathmeten Luftmenge ist zuerst von Hutchinson (1849) mittels des Spirometers (Fig. 21) bestimmt worden. Das Spirometer, eine Art Gasometer, besteht aus einem unten offenen und durch ein über eine feste Rolle r laufendes Gewicht g äquilibrirten Blech- oder Glascylinder A, der in einem grösseren mit Wasser gefüllten, oben offenen Cylinder B schwimmt: letzterer wird seiner ganzen Länge nach von einem Metallrohr e durchsetzt, welches unten heraustretend und mit einem Hahn c versehen in einen Kautschukschlauch C übergeht, der in ein Mundstück d von Kautschuk oder Elfenbein endet. In dieses athmet die Versuchsperson hinein und treibt so durch die ausgestossene Luft den Cylinder A in die Höhe; das Volumen der ausgeathmeten Luft lässt sich an der auf A eingeätzten Theilung direct ablesen. Mag man nun noch so tief ausathmen, als nur möglich, nie

Fig. 21.



Spirometer.

kann man die Lungen luftleer „atelectatisch“ machen, immer bleibt noch eine gewisse Menge Luft in den Lungen, weil diese, wie wir sehen werden, stets über ihr natürliches Volumen ausgespannt erhalten werden. Diejenige Luftmenge, welche unter allen Umständen in den Lungen zurückbleibt und daher nur an der Leiche messbar ist, nennt man die „rückständige Luft“ oder „Residualluft“; die mittlere Grösse derselben, gewöhnlich zu 1600 Ccm. angegeben, aber nach Gréhant, Pflueger und L. Hermann nur 620—920 Ccm. betragend, entspricht dem kleinsten Volumen des Lungenhohlraums beim Menschen. Hat man möglichst tief eingeathmet und athmet dann mit allen Kräften aus, so erhält man die Differenz zwischen dem grössten und kleinsten Lungenvolumen, und diese durch das Spirometer gemessen heisst nach Hutchinson „Vitalcapacität“. Man versteht darunter die grösste Menge Luft, welche nach tiefster Einathmung ausgestossen werden kann. Die Vitalcapacität, welche 3300—3700 Ccm. beträgt, ist bei Frauen geringer als bei Männern; ferner bei Individuen desselben Geschlechtes einmal von der Körperlänge und dann von dem Brustumfang abhängig und zwar um so grösser, je grösser die Körperlänge und der Brustumfang, gemessen unter den Brustwarzen, ist. Weiter ist sie abhängig von dem Gesundheitszustand, der Ausdehnungsfähigkeit der Lungen, der Energie der Athemmuskeln, der Elasticität der Rippenknorpel u. s. w. Beim ruhigen Athmen macht man nur von einem Bruchtheil, etwa $1/7$ der Vitalcapacität Gebrauch: für gewöhnlich beträgt das Volumen der eingeathmeten Luft, die „Athmungsluft“ nur etwa 500 Ccm. Ebenso lassen wir für gewöhnlich erheblich mehr Luft in den Lungen, als die eigentlich rückständige Luftmenge beträgt, indem bei ruhiger Respiration nur 500 Ccm., also ebenso viel, wie eingeathmet, auch ausgehaucht werden. Die Differenz zwischen der beim ruhigen Ausathmen zurückbleibenden und der eigentlichen rückständigen Luft nennt man die „vorräthige Luft“ oder „Hilfsluft“; sie beträgt etwa 1600 Ccm. Diese Vorrathsluft kommt uns wesentlich zu Statten, wenn, wie beim Sprechen, Singen etc., eine verstärkte Exspiration nothwendig wird. Diejenige Luftmenge endlich, welche man bei ruhiger Respiration weniger einathmet, als man einathmen könnte, wenn man die Inspiration auf's Aeusserste anstrengte, heisst „Ergänzungs- oder Complementärluft“, sie beträgt auch etwa 1600 Ccm. Die Summe der Athmungsluft + der Hilfsluft + der Ergänzungsluft ergibt, wie leicht ersichtlich, die Vitalcapacität.

Mittels der Gasuhr hat Zuntz die Athmungsluft des Pferdes bei Ruhe zu 4—5 Liter (bei 10 Respirationen in der Minute) festgestellt. Nach Sussdorf soll die Residualluft beim Pferde mindestens 7 Liter (im Mittel 12 Liter), die Vitalcapacität 25—30 Liter betragen.

Als Maass für die Ventilations- oder Athmungsgrösse gilt die in der Minute aufgenommene Luftmenge; sie ergibt sich durch Multiplication der Athmungsluft mit der Zahl der Respira-

tionen in der Minute und beträgt für den ruhenden Menschen nach Katzenstein 5—7 Liter, für das Pferd bei Ruhe nach Zuntz 30—50 Liter. Bei Thätigkeit kann, je nach der Intensität der Arbeitsleistung, die Athemgrösse auf das 2—5fache ansteigen.

Sie kann auch mittels des von Gad construirten Aëroplethysmographen (Athemvolumschreiber) bestimmt werden. Die Luftröhre des Versuchsthieres wird mit einem durch Wasser abgesperrten, beweglichen Luftraum verbunden, dessen durch die Ein- und Ausathmung bewirkte Bewegungen auf einen Fühlhebel übertragen werden, der dieselben in vergrössertem Maassstabe aufzeichnet.

Formveränderungen der Lungen. Die Lungen liegen innerhalb der Brusthöhle luftdicht den Brustwandungen an, sodass zwischen dem serösen Ueberzug des Zwerchfells und der Rippenwand (Pleura diaphragmatica und costalis) und demjenigen der Lungen selbst (Pleura pulmonalis) nur eine capillare Flüssigkeitsschicht vorhanden ist; an dem ganzen unteren Umfange des Thorax bis zu einer gewissen Höhe sind beide in unmittelbarer Berührung, hinten in grösserer Ausdehnung als vorn. Die Lungen befinden sich selbst nach tiefster Exspiration in einem über ihr natürliches Volumen ausgedehnten Zustande, und zwar ist dies nicht nur im Leben, sondern auch noch an der Leiche der Fall, so lange die Brustwandungen unverschrt sind und daher der Atmosphärendruck sich durch die starren Brustwandungen in den Pleuraraum nicht fortsetzen kann. Legt man eine penetrirende Brustwunde, ohne Verletzung der Lungen selbst, an, sodass Aussenluft zwischen Rippen- und Lungenpleura eindringt (ein Zustand, den die Pathologen als „Pneumothorax" bezeichnen), so retrahiren sich die Lungen nach ihren Wurzeln hin gegen die Wirbelsäule, collabiren, werden luftleer „atelectatisch", wie dies beim Fötus, der noch nicht geathmet hat, der Fall ist, und stossen die in ihnen noch enthaltene „rückständige" Luft aus, deren Volum nun bestimmt werden kann. Ungeachtet ihrer Elasticität können die Lungen bei geschlossener Brustwandung sich nicht auf ihr natürliches Volum retrahiren, weil der Druck der Luft, der von der Trachea und den Bronchien her auf dem Binnenraum der Alveolen lastet und welcher dem Atmosphärendruck, etwa 760 Mm. Hg, gleich ist, um vieles grösser ist als die elastische Kraft, mit welcher sie sich von der Rippenwand abzulösen streben. Diese elastische Kraft, an der Leiche durch ein mit der Trachea luftdicht verbundenes Manometer gemessen, auf dessen Quecksilbersäule die bei Eröffnung des Pleuraraums von den sich retrahirenden Lungen ausgestossene Luft wirkt, beträgt nach Donders (1853) an der menschlichen Leiche 6 Mm. Hg, erreicht im lebenden Körper wahrscheinlich einen etwas höheren Werth 7,5 Mm. = $^1/_{100}$ Atmosphärendruck und wächst bis auf 30 Mm. Hg an, wenn die Lungen vor der Messung stark aufgeblasen waren. Nach Sussdorf sind auch beim Pferde die Werthe für den Donders'schen Druck nicht wesentlich höher.

Gegenüber dieser elastischen Zugkraft ist der Druck der Binnenluft in den Lungen, da diese mittels der Luftröhre und der Nasenrachenhöhle mit der Aussenluft communicirt, gleich dem Atmosphärendruck, also etwa 760 Mm. Hg. Wird der Thoraxraum bei der Inspiration erweitert, so müssen dieser Erweiterung die hermetisch eingefügten Lungen folgen. Indem so die Lungenbläschen, also auch die Lufträume der Alveolen grösser werden, sinkt die Spannung der Lungenluft. Es muss deshalb in die erweiterten Lungen so lange die atmosphärische Luft durch Nasenrachenhöhle und Luftröhre eindringen, bis der Druck der Lungenluft ebenso gross geworden, als der zeitige barometrische Druck der Atmosphäre. Bei der Inspiration saugen also die sich erweiternden Lungen Luft von aussen ein. Infolge dieser bedeutenden Dehnung der Lungen muss nun auch ihre elastische Spannung, welche der Volumszunahme Widerstand leistet, erheblich zunehmen, und zwar bei einer gewöhnlichen Inspiration nur von 7 auf 9 Mm. Hg, bei möglichst tiefer Einathmung bis zu 30 Mm. Hg; so wird hier eine beachtenswerthe Kraft aufgespeichert, welche mit dem Moment, wo die Wirkung der Inspirationsmuskeln nachlässt, zur Wirkung kommt, die Lungen retrahirt und so die Rückkehr der Brustwandungen und des Zwerchfells aus der Inspirationsstellung in die Exspirationsstellung, welche durch andere bereits genannte Momente bewirkt wird (S. 103), unterstützt. Indem sich die Lungen bei der Exspiration auf ein kleineres Volumen retrahiren, wird die Luft in eine vermehrte Spannung versetzt, und da die Lungenluft mittels Luftröhre und Nasenrachenhöhle mit der Atmosphäre communicirt, so dringt Luft aus den Lungen nach aussen, und zwar so lange, bis die Spannung der Lungenluft sich wieder mit der der Aussenluft in's Gleichgewicht gesetzt hat. So wird bei der Ausathmung eine der exspiratorischen Verkleinerung des Lungenvolumens entsprechende Luftmenge ausgestossen.

Die Frage, wodurch die mit dem ersten Athemzug entstehende Ueberdehnung der Lungen (bezw. Erweiterung des Thorax über sein früheres Volumen) dauernd unterhalten wird, ist mit L. Hermann dahin zu beantworten, dass beim Zusammendrücken oder Zusammenfallen der Lungen die Bronchioli an ihrer engsten Stelle, am Uebergang in's Infundibulum verschlossen werden und damit der noch in den Alveolen befindlichen Luft den Ausgang versperren. Deshalb lassen sich auch an der Leiche die Lungen nicht vollständig atelectatisch machen.

Ueber die Druckverhältnisse bei der Athmung geben die Untersuchungen von Donders, Waldenburg u. A. Aufschluss. Bei der Inspiration muss nicht allein der mit der Tiefe der Einathmung zunehmende elastische Widerstand der Lungen überwunden werden, sondern auch die Schwere des ganzen Brustkastens, die Elasticität der torquirten Rippen etc. Zur Bestimmung dieser Kraft verbindet man den einen Schenkel eines Quecksilbermanometers, das man deshalb auch Pneumatometer nennt, luftdicht mit

einer oder beiden Nasenöffnungen und aspirirt das Quecksilber statt der Luft bei der Inspiration. Man findet dann für die langsame tiefe Inspiration einen Einathmungsdruck von —30 bis —75 Mm. Hg, für die forcirte Inspiration von —80 bis —160 Mm. Hg, bei gewöhnlicher ruhiger Athmung nur —1 bis —3 Mm. Wird umgekehrt in das Manometer exspirirt, so erhält man den (positiven) Ausathmungsdruck, der bei forcirter Exspiration 80 bis 150 Mm. Hg beträgt; diese Werthe stellen die Summe des von den sich retrahirenden Lungen und von den Exspirationsmuskeln ausgeübten Druckes vor. Bei ruhiger Ausathmung ist der Druck nur auf 2 bis 3 Mm. Hg zu schätzen.

Die Bewegung der Lungen lässt sich am lebenden Kaninchen nach gehöriger Freilegung der Rippenpleuren direct beobachten. Man sieht die rosenrothen Lungen sich entsprechend der Formveränderung des Thorax auf- und abbewegen. Im Zustande der äussersten Exspiration liegt die Pleura diaphragmatica der Pleura costalis da, wo beide am unteren Umfang des Thorax aneinanderstossen, mit einem mehr oder weniger breiten Saum an, bei der Inspiration schieben sich die unteren Lungenränder zwischen beide Pleurablätter ein. Der untere Lungenrand reicht bei der Inspiration vorn bis zur 7. Rippe, also um einen Intercostalraum tiefer als bei der Exspiration und kann hinten sogar die 11. Rippe erreichen. Die vorderen medialen Lungenränder nähern einander bei jeder Inspiration dermassen, dass sie bei tiefer Einathmung den grössten Theil des Herzbeutels überdecken, während sie bei der Ausathmung wieder zurückweichen, sodass nun ein grösserer Theil des Herzbeutels der Brustwand direct anliegt. Sehr wenig beweglich sind die Lungenspitzen und unbeweglich die der Wirbelsäule anliegenden Lungenwurzeln. Beim Menschen und bei grösseren Thieren bis zum Hund hinunter kann man ohne Verletzung der Brustwand die Grenzen der Lungenausdehnung durch Beklopfen der Brustwand, durch die sog. Percussion feststellen. Die Resonanz, welche die Brustwand beim Anschlagen gibt, entscheidet darüber, ob Gase, Flüssigkeiten oder Körper von mehr oder weniger compacter Substanz unmittelbar darunter liegen. Es entsteht nämlich der laute Percussionsschall des Thorax wesentlich durch die Schwingungen der Luft in den Lungenalveolen, zum kleinen Theil durch die Schwingungen der Brustwand selbst. Da nun lufthaltige Körper einen lauten, Flüssigkeiten oder feste Körper einen gedämpften bis dumpfen Ton geben, so lässt sich durch die Percussion ermitteln, ob unter der betreffenden angeschlagenen Stelle der Brustwand lufthaltige Lunge oder ein solider Körper, wie das Herz, liegt. Die Percussion lehrt nun, dass auch bei den übrigen Säugethieren in gleicher Weise wie beim Kaninchen die unteren Lungenränder bei jeder Inspiration herabsteigen und zwar hinten weit tiefer als vorn und dass die vorderen medialen Lungenränder sich über den Herzbeutel mehr oder weniger stark vorschieben.

Athmungsgeräusche. Legt man das Ohr an die Brustwand eines ruhig athmenden Menschen oder Thieres, so hört man ein leises schlürfendes Geräusch, ähnlich dem Geräusch, welches entsteht, wenn man bei verengter Mundspalte langsam Luft einzieht. Dieses Geräusch, bei Inspiration weit stärker und länger als während der Exspiration, entsteht durch die Reibung der einströmenden Luft an der Wand der Lungenbläschen (früher als vesiculae pulmonum bezeichnet), heisst daher auch vesiculäres Athmungsgeräusch. An der Wirbelsäule über den Lungenwurzeln sowie über der Luftröhre und dem Kehlkopf hört man ein hauchendes Geräusch, wie beim tonlosen Aussprechen von h oder ch. Dieses Geräusch verdankt seine Entstehung dem Einströmen und Blasen der Luft in den grossen Bronchien am Lungenhilus sowie in der Luftröhre und heisst bronchiales resp. tracheales Athmungsgeräusch.

Rhythmus und Frequenz der Respirationen. Der Rhythmus der Athemzüge läuft so ab, dass an jede Inspiration sich die Exspiration unmittelbar anschliesst, nach welcher sich das nämliche Spiel: Inspiration, Exspiration wiederholt. Beim ruhigen ununterbrochenen Athmen des Menschen scheint, wie die Aufzeichnungen der Thoraxbewegungen lehren (S. 105), eine eigentliche Pause d. h. ein Intervall, während dessen der Brustkorb völlig ruht, nicht vorzukommen. Bei ruhiger Athmung ist die Exspiration stets länger als die Inspiration; die zeitliche Dauer dieser verhält sich zu jener wie 6 : 7.

Aus dem Pneumatogramm berechnet sich nach Sussdorf die Dauer der Inspiration zu der der Exspiration beim Hund wie 1 : 1, beim Schaf wie 3 : 2, und beim Pferd sogar wie 2 : 1; hier ist also die Inspiration mindestens eben so lang und äussersten Falles doppelt so lang als die Exspiration. Beim Pferde scheint eine ganz kurze, beim Hund eine etwas längere Athempause der Norm zu entsprechen.

Die Athembewegungen sind, wie vorläufig nur als Thatsache angeführt sein mag, theils dem Willen unterworfen, theils ihm entzogen. Man kann nach Belieben tief oder weniger tief, häufiger oder weniger häufig athmen; indess lassen sich dergleichen Kunststücke nur kurze Zeit fortsetzen. Die Zahl der Athemzüge, die Athemfrequenz variirt bei den verschiedenen Säugethieren: doch trifft, wie bei der Frequenz des Herzschlages (S. 41), auch hier das Gesetz zu, dass je grösser das Thier, desto kleiner die Athemfrequenz desselben ist. Beim Pferd beträgt die Zahl der Athemzüge in der Minute 6—10, beim Rind 10—15, beim Schaf und Ziege 12—20, beim Menschen 12—19, im Mittel 16, bei Hunden (je nach der Grösse) 28—15, bei der Katze 20—30, beim Kaninchen 50—60, bei Ratten und Meerschweinchen 100—150, endlich beim Walfisch 4—5. Die Herzfrequenz ist im Durchschnitt das $3^1/_2$ bis 4 fache der Athemfrequenz. Dem allgemeinen Gesetze folgend, ist die Zahl der Athemzüge bei Kindern grösser als bei Erwachsenen, bei jungen Fohlen beträgt sie 10—13, beim Kalb

18—20 in der Minute. Der Einfluss des Alters, der sich zum Theil mit dem der Körpergrösse deckt, ist beim Menschen nach Quetelet folgender:

Beim Neugeborenen	44 Athemzüge,
Um das 6. Lebensjahr. . . .	26 "
Zwischen 15. und 25. Jahr . .	20—18 "
" 25. und 30. " . . .	16 "
Um das 40. Jahr	17 "

Im höheren Alter steigt die Athemfrequenz noch etwas an. Sehr wesentlich wird die Athemfrequenz von der Körperstellung beeinflusst: am niedrigsten im Liegen, steigt sie im Sitzen, noch mehr beim Stehen an. Angestrengte Muskelthätigkeit: schwere körperliche Arbeit, Laufen, Springen etc. beschleunigen die Athemfrequenz ausserordentlich. So steigt die Zahl der Athemzüge des Pferdes beim Trab bis auf 50, beim Galopp sogar auf 60, ebenso beim schnell laufenden Menschen auf das 3—4 fache der Norm. Wie die Herzfrequenz und die Menge der ausgeathmeten Kohlensäure, zeigt auch die Athemfrequenz eine tägliche periodische Schwankung; am geringsten ist sie des Morgens, steigt während des Vormittags ein wenig an, erreicht nach der Mittagsmahlzeit ihr Maximum und sinkt des Abends wieder ab.

Einfluss der Athmung auf den Kreislauf. Donders hat zuerst mit Schärfe entwickelt, dass die elastische Kraft, mit welcher die innerhalb der Brusthöhle über ihr natürliches Volumen ständig ausgedehnten Lungen, sobald sie freigelegt werden, zu ihrem natürlichen Volumen zurückzukehren streben, bei geschlossenem Thorax an dessen Wandungen und Hohlorganen einen ihr äquivalenten Zug ausüben muss („Saugkraft oder Aspiration der Lungen"). Die Luftfläche der Lungen ausgenommen, steht daher der Gesammtinhalt der Brusthöhle: Pleuraraum, Mediastinum sowie die in beiden verlaufenden Gefässe und das Herz unter dem Atmosphärendruck, vermindert um diejenige Druckgrösse, welche der elastischen Spannung der Lungen entspricht. Jacobson und Adamkiewicz haben diesen intrathoracalen Druck bei Schafen, Hunden und Kaninchen zu —3 bis —5 Mm. Hg gefunden. Die Grösse dieses Zuges wächst mit dem Grade der Aufblähung der Lungen; im Zustande der tiefsten Exspiration, wenn die Lungen sich ihrem natürlichen Volumen so weit als überhaupt möglich genähert haben, erreicht dieser Zug oder negative Druck sein Minimum, im Zustand der tiefsten Inspiration erreicht er sein Maximum, so beim Kaninchen nach Rosenthal —20 Mm. Hg. Bei ruhiger Inspiration beträgt der elastische Zug der inspiratorisch gedehnten Lungen 9 Mm. Hg (S. 108), somit beträgt der auf den Organen der Brusthöhle lastende Druck, den zeitigen Atmosphärendruck zu 760 Mm. Hg angenommen, 760—9 oder nur 751 Mm. Hg. Bei ruhiger Exspiration ist der elastische Zug der Lungen 7 Mm. Hg, also lastet

während ruhiger Exspiration auf den Organen der Brusthöhle ein Druck von 760—7 = 753 Mm. Hg. Folglich stehen bei ruhiger Athmung während In- und Exspiration die im Thorax gelegenen Blutgefässe unter einem Druck, der kleiner ist, als der auf den Blutgefässen ausserhalb des Thorax lastende. Es muss daher ein Ansaugen, eine Aspiration des Blutes aus den extrathoracischen Blutgefässen stattfinden. Diese Aspiration ist für die Blutbewegung durch die Leber (vergl. Fig. 4, S. 26) von besonderer Bedeutung. Die aus den Capillaren des Magens, der Milz und des Darmrohrs hervorgehenden Vv. gastricae, lienalis und meseraicae sammeln sich zum Pfortaderstamm, und dieser geht in der Leber von Neuem in ein Capillarsystem über, aus dem die Vv. hepaticae entstehen, welche in die V. cava inferior einmünden. Es wird daher in der Leber nur eine langsame Blutbewegung erfolgen können. Bei der Inspiration wird einmal das Blut der V. cava inf. und somit auch das der Lebervenen angesogen, zugleich aber auch seitens des herabsteigenden Zwerchfells und der sich spannenden Bauchwände der Druck auf die Aussenfläche der Leber zunehmen; beide Momente, die Aspiration des Lebervenenblutes und die Compression der Leber müssen die träge Blutbewegung durch die Leber zweckmässig fördern.

Unter diesem negativen Druck steht auch der Brustgang des Lymphgefässsystems (Ductus thoracicus); infolge dessen wird, wie uns später noch beschäftigen wird, die Lymphe vom Darm und den Extremitäten nach dem Brustgang hin angesogen. Ebenso wird der negative Druck innerhalb der Brusthöhle, indem er die Wandungen der Herzhöhlen von einander zu entfernen strebt, die diastolische Füllung der Herzhöhlen fördern (S. 34). Es werden somit bei ruhiger Athmung Blut und Lymphe dauernd aspirirt mit einer Kraft, welche während der Inspiration ihr Maximum, während der Exspiration ihr Minimum erreicht. Diese Aspiration würde, so sehr sie die centripetale Blutbewegung in den Venen fördert, die centrifugale Strömung in den Arterien eher stören, indessen kommt die geringe Aspirationskraft bei dem relativ geringen Werth der Druckschwankungen im Verhältniss zum Gesammtdruck in den Arterien als hemmendes Moment kaum in Betracht. Auch bei ruhiger Athmung machen sich diese durch die Athmung bedingten Modificationen der Blutströmung in Bezug auf den Blutdruck in den Arterien geltend. Da, wie Einbrodt (1860) zuerst angegeben und Zuntz sowie de Jaager weiter ausgeführt haben, die durch die Exspiration gesetzte Steigerung des intrathoracischen Druckes verminderte Blutzufuhr, umgekehrt bei der Inspiration die Erniedrigung jenes Druckes vermehrte Zufuhr zu beiden Herzhälften zur Folge hat, so steigt auch bei der Inspiration der arterielle Blutdruck an und sinkt bei der Exspiration ab. Dem entsprechend zeigen sich in der vom Kymographion verzeichneten Curve des Blutdruckes (s. Fig. 14, S. 60) Erhebungen entsprechend den Inspirationen und Senkungen entsprechend den Ex-

spirationen; es sind dies die sog. Athmungsschwankungen des Blutdruckes.

Anders liegen die Verhältnisse bei angestrengter tiefer Athmung. Hier wird die aspiratorische Kraft um so grösser, je tiefer die Inspirationen sind, indem der elastische Zug der Lungen auf 20 bis 30 Mm. Hg wächst, somit der auf den intrathoracischen Gefässen lastende Druck noch niedriger wird als bei ruhiger, gewöhnlicher Einathmung. Bei forcirter Exspiration dagegen, wo der Ausathmungsdruck bis 100 Mm. Hg den Atmosphärendruck überbieten kann (S. 109), während die elastische Spannung der Lungen ihren Minimalwerth, —6 Mm. Hg, erreicht, somit auf dem Herzen und den intrathoracischen Gefässen ein Druck von $760 + 100 - 6 = 854$ Mm. Hg lastet, der also erheblich grösser ist als der Atmosphärendruck, muss das Einströmen von Blut aus den extrathoracischen Gefässen in's Herz erheblich erschwert sein. An den am Hals oberflächlich gelegenen Venen sieht man daher auch bei energischen Exspirationen einen mit letzteren synchronen Puls, den Pulsus venosus, indem infolge der bei energischer Ausathmung gehemmten Entleerung des Blutes der Halsvenen diese zur Zeit der Exspiration anschwellen, sich dafür aber bei den darauf folgenden tiefen Inspirationen vollständig entleeren. Ist daher die Exspiration erschwert, sei es physiologisch beim Ausserathemsein oder beim Blasen, Singen, bei Action der Bauchpresse, oder pathologisch bei Verengerung der Luftwege u. A., so kommt es leicht zu Stauung der Blutbewegung in den Venen und infolge davon zuweilen zu Gefässzerreissungen.

Mit der Aspiration des Blutes seitens des Thorax hängt die zuweilen bei Operationen am Halse gemachte Erfahrung zusammen, dass beim Anschneiden eines Venenstammes, z. B. der V. jugularis ext. oder axillaris, zumal wenn diese durch die mit ihrer Scheide verbundenen Fascien gespannt erhalten werden, mitunter Luft eindringt, die aus dem rechten Herzen in die Lungenarterie eingetrieben, durch Verstopfung der Lungencapillaren zuweilen fast momentan zum Tode führt.

Endlich begünstigt die Aspiration der Lungen ebenfalls den kleinen Kreislauf. Nach Quincke, Pfeiffer u. A. sind einmal die Blutgefässe der lufthaltigen Lunge weiter als die der atelektatischen, sodann werden bei jeder Inspiration vermöge des nun stärker negativen intrathoracalen Druckes die dünnwandigen Pulmonalvenen erheblich erweitert, während die verhältnissmässig starren Arterienwandungen kaum beeinflusst werden. Die Stromgeschwindigkeit des Blutes in den Lungengefässen erfährt eine inspiratorische Beschleunigung, sodass auch aus diesem Grunde während der Inspiration dem linken Ventrikel mehr Blut zufliesst als während der Exspiration.

4. Die Verdauung.

Nothwendigkeit der Stoffaufnahme von aussen. Folgen des Hungers. Bei der Lehre von der Athmung haben wir

gesehen, dass das Blut im kleinen Kreislauf zwar Sauerstoff aus der atmosphärischen Luft aufnimmt, dafür aber Kohlensäure abgibt und dass ausserdem von der Lungenoberfläche eine reichliche Menge Wasser nach aussen abdunstet. Selbst wenn nur diese Ausscheidungen beständen — und wir werden weiterhin sehen, dass auch noch von anderen Stellen des Thierkörpers reichlich Stoffe nach aussen eliminirt werden — würde infolge jener Ausgaben der Organismus an Kohlenstoff und Wasser verarmen. Das Bedürfniss nach stofflichem Ersatz für diese Verluste an Wasser und festen Stoffen wird mittels eines fein abgestimmten nervösen Mechanismus, durch das Auftreten der Hunger- und Durstgefühle den Thieren subjectiv wahrnehmbar. Der Substanzverlust, den der Körper durch jene Ausgaben erleidet, macht sich schon im Groben durch die Abnahme des Körpergewichtes bemerklich. Es muss daher für die verbrauchten und aus dem Körper ausgeführten Stoffe, soll der Organismus auf seinem stofflichen Bestande bleiben, Ersatzmaterial von aussen eingeführt werden. Dem entspricht auch die uralte Erfahrung, dass Thiere, denen kein stofflicher Ersatz von aussen zugeführt wird, die man hungern lässt, ausnahmslos nach einiger Zeit zu Grunde gehen. Chossat (1843), dem wir ausgedehnte Versuche über den Hungerzustand, die Inanition verdanken, hat ermittelt, dass im Allgemeinen die Thiere sterben, wenn infolge der Ausgaben, die der Organismus erleidet, ihr Körpergewicht auf etwa $^3/_5$ gesunken ist; aber die Zeitdauer, innerhalb deren diese untere Grenze erreicht wird, ist bei Säugethieren, Vögeln und Kaltblütern verschieden, bei letzteren am grössten. Schlangen können ein halbes Jahr, Frösche ein ganzes Jahr hungern. Hunde sollen bis zu 6 Wochen, Pferde, Katzen und Menschen bei grösster Körperruhe etwa 4 Wochen ohne Speise und Trank leben können. Bemerkenswerth ist es, dass die kleinen Säugethiere, so Meerschweinchen und Ratten die Inanition nur wenige (3—9) Tage überleben; etwas grössere Thiere wie Kaninchen erliegen günstigen Falls dem Hunger erst am 19. Tage. Wird den Thieren Wasser gereicht, so ertragen sie das Hungern länger: Menschen 5—7 Wochen, Hunde bis zu 9 Wochen. Ganz junge Individuen sterben beim Hungern eher als Erwachsene. Junge Hunde und Katzen sterben schon, wenn sie $^1/_3$ ihres Körpergewichts verloren haben, ganz junge Hunde schon nach einem Verlust von nur $^1/_5$ ihres Körpergewichtes. Kinder erliegen dem entsprechend dem Hungertode viel früher als Erwachsene, meist schon am 3. oder 4. Tage; am längsten ertragen ältere Leute, vorausgesetzt, dass sie nicht schon an sich zu sehr heruntergekommen sind, die Nahrungsentziehung. An dem Verlust sind nicht alle Gewebe in gleicher Weise betheiligt. Der stärkste Verlust trifft das Fett, das bis auf Spuren schwindet; die Leber verliert $^1/_2$, die Milz $^2/_3$, die Muskeln $^3/_{10}$, das Blut $^1/_4$ und die Knochen $^1/_7$ ihres Gewichtes.

Nahrungsstoffe. Da es keinen Bestandtheil des Körpers gibt, der nicht fortwährend dem Verbrauch unterliegt und aus dem

Körper ausgeschieden wird, so muss, soll nirgends ein Deficit sich einstellen, auch nothwendiger Weise ein jeder dieser Bestandtheile dem Körper wieder zugeführt werden. Dies geschieht durch die Nährstoffe, welche die Thiere aufnehmen. Unter Nährstoff oder Nahrungsstoff versteht man eine chemische Substanz, durch welche ein für die Zusammensetzung des Körpers nothwendiger Stoff hergestellt oder der Verlust eines solchen verhütet wird. Solche Nährstoffe sind: Wasser, die anorganischen Salze, Eiweiss, Fette und Kohlehydrate, endlich der Sauerstoff der Luft. Als Nahrungsmittel bezeichnet man einen in der Natur vorkommenden oder technisch hergestellten Complex von allerlei Nährstoffen z. B. Fleisch, Eier, Brod. Eine Nahrung endlich ist ein Gemisch von Nährstoffen und Nahrungsmitteln, das den Bestand des Körpers völlig erhalten kann.

Wasser ist dem Körper unentbehrlich, schon wegen der grossen Verluste, die er durch die Athmung und andere Ausscheidungen (Harn, Schweiss) beständig erleidet.

Reines Wasser, Quell- oder Brunnenwasser, ist farb- oder geruchlos; es entstammt den atmosphärischen Niederschlägen, welche die an CO_2 reichen Bodenschichten durchsickernd sich mit CO_2 beladen und dadurch befähigt werden, die im Boden verbreiteten Erdcarbonate (kohlensaurer Kalk und Magnesia) als saure Carbonate in Lösung überzuführen. Enthält das Wasser Calciumcarbonat in nicht unerheblicher Menge, so bezeichnet man es als „hart". Ein grösserer Gehalt an Chlornatrium, Ammoniak und salpetriger Säure weist auf Verunreinigung des Wassers durch Zersetzungsproducte organischer Stoffe, häufig von thierischen Dejectionen hin, wie dies nicht selten der Fall ist bei Brunnen, die sich in der Nähe von Dungstätten, Kloaken u. A. befinden. Solches Wasser kann die Ursache epidemischer Krankheiten werden.

Die organischen Nährstoffe zerfallen in N-haltige und N-freie. Zu den ersteren gehört die Gruppe der Eiweisskörper (S. 11) und der ihnen nahe stehenden Substanzen, die sog. Albuminoide: Leim, Chondrin (Elastin und Keratin).

Glutin, Knochenleim, der ebenso wie Eiweiss C, H, O, N, S enthält, aber stickstoffreicher (18 pCt. N) und schwefelärmer (0,6 pCt. S) ist, bildet sich beim Kochen der organischen Grundlage der Knochen und des Bindegewebes mit Wasser; Chondrin, der Knorpelleim beim Kochen der embryonalen und permanenten Knorpel. Die Lösungen beider erstarren beim Erkalten zu einer Gallerte; aus den Lösungen wird Glutin durch Gerbsäure, Chondrin durch neutrales Bleiacetat (Bleizucker) ausgefällt. Nach Mörner und Schmiedeberg ist Chondrin nur eine lockere Verbindung von Glutin mit chondroitschwefelsauren Alkalien.

Die N-freien organischen Nährstoffe zerfallen in Fette und Kohlehydrate. Die Fette sind Triglyceride d. h. zusammengesetzte Aether (Ester) des Glycerin mit den Fettsäuren.

Alle thierischen Fette sind Gemenge von Oleïn, Palmitin und Stearin, von denen nur ersteres bei gewöhnlicher Temperatur flüssig ist. Das Palmitin

schmilzt erst bei 46°, das Stearin bei 53°. Aus dem Glycerin, dem dreiatomigen Alcohol der Propylreihe $C_3H_5(HO)_3$, lassen sie sich durch Substitution des H vom Hydroxyl durch das Fettsäureradical ableiten, z. B. Palmitin $C_3H_5(C_{16}H_{31}O.O)_3$. Die Palmitinsäure $C_{16}H_{32}O_2$, die Stearinsäure $C_{18}H_{36}O_2$ und die Oelsäure $C_{18}H_{34}O_2$ verhalten sich physikalisch wie ihre Glyceride. Fette sind in Wasser, Alcohol, Säuren unlöslich, leicht löslich in Aether, Benzol und Chloroform. Bei Behandlung mit Aetzalkalien werden die Fette verseift, d. h. in Glycerin und Fettsäuren gespalten, welch' letztere sich mit den Alkalien zu in Wasser löslichen fettsauren Alkalien, Seifen verbinden. Die gleiche Spaltung erleiden die Fette bei längerem Stehen an der Luft, vorwiegend unter der zersetzenden und oxydirenden Einwirkung des Sonnenlichtes; man nennt dann die Fette „ranzig".

Die thierischen Fette enthalten wechselnde Mengen von Oleïn, Palmitin und Stearin und zeigen dem entsprechend eine verschiedene Consistenz und einen variirenden Schmelzpunkt. Flüssig ist nur das Fett des Eigelbs, das Eieröl, und die Leberfette mancher Gadusarten, der Leberthran. Weich, bei Zimmertemperatur von salbenartiger Consistenz, ist das Pferdefett und die Milchfette (Butter); ihr Schmelzpunkt liegt zwischen 23 und 33° C., nur wenig höher der des ausgelassenen Hundefettes. Etwas consistenter schon ist das Schweinefett, dessen Schmelzpunkt etwa bei 37° liegt; solche Fette von butterartiger Consistenz bezeichnet man als Schmalz (Schweineschmalz, Gänseschmalz). Zu den festen Fetten oder Talgarten zählt das Rinderfett, das zwischen 41 und 48°, und das Hammelfett, das zwischen 43 und 50° schmilzt. Die pflanzlichen Fette enthalten ebenfalls Oleïn, Palmitin und Stearin, doch findet sich letzteres nur in den mehr festen Fetten; die flüssigen Fette, die Oele, enthalten zumeist Oleïn und Palmitin. Im Durchschnitt enthalten alle Fette $^3/_4$ ihres Gewichtes an Kohlenstoff.

Als Kohlehydrate bezeichnet man eine Gruppe organischer Stoffe, welche C, H, O enthalten und zwar H und O in dem Verhältniss, in welchem sie mit einander Wasser bilden. Ihre allgemeine Formel ist $C_x(H_2O)_y$, sie sind nach E. Fischer z. Th. als Aldehyde mehratomiger Alcohole aufzufassen. Man theilt sie neuerdings ein in Monosaccharide $C_6H_{12}O_6$: Trauben-, Fruchtzucker; Disaccharide $C_{12}H_{22}O_{11}$: Rohrzucker, Milchzucker, Malzzucker (Maltose); Polysaccharide $(C_6H_{10}O_5)_n$: Cellulose, Amylum, Glycogen, Dextrin und Gummiarten.

Die Cellulose oder Pflanzenfaser bildet einen Hauptbestandtheil der Pflanzen, deren feste Zellwände daraus bestehen. Baumwolle, Flachs, Hanf, Papier stellen ziemlich reine Cellulose vor. Sie ist weder in Wasser, noch in verdünnten Säuren, noch in Alkalien löslich, nur löslich in basisch schwefelsaurem Kupferoxydammoniak. Durch conc. Schwefelsäure wird sie zunächst in Gummi (Dextrin) und dann in Traubenzucker umgewandelt. Mit zunehmendem Alter der Pflanzen verholzt die Cellulose, es entstehen daraus die sog. Ligninsubstanzen.

Das Amylum, das Stärkemehl, isomer mit der Cellulose, ist in sehr vielen Pflanzentheilen (Samen der Getreidearten, Hülsenfrüchte, zahlreiche Wurzelknollen) enthalten. Die häufigste Quelle ist das Amylum der Kartoffel-

zellen, das in Kügelchenform frei innerhalb der Zelle liegt; die Kügelchen sind durchsichtig, von eiförmiger Gestalt und von concentrischem Bau. Man unterscheidet je nach ihrer Herkunft: Kartoffel-, Weizenstärke, ferner die Stärke aus dem Mark der Palmen als Sago, die aus der Pfeilwurzel als Arrow-root. Die Stärke ist unlöslich in kaltem Wasser; mit siedendem Wasser quillt sie zu einer gallertigen Masse, dem Stärkekleister auf. Die kleinsten Spuren von Stärke färben sich mit Jod tiefblau; beim Erhitzen verschwindet die Färbung, um beim Erkalten zurückzukehren. Beim Erhitzen trockener Stärke verwandelt sie sich in Stärkegummi: Dextrin, in Wasser löslich und sich mit Jod burgunderroth färbend. Wird Stärke mit verdünnter Schwefelsäure gekocht, so entsteht zunächst Dextrin und dann Traubenzucker.

Isomer mit Amylum ist das in Wasser lösliche arabische Gummi, ferner der Pflanzenschleim (Salepwurzel, Traganthgummi u. A.), welcher mit Wasser nur zu einer zähen, schleimigen Masse aufquillt, und die Pflanzengallerte, das Pectin, das im Safte der meisten Obstfrüchte enthalten ist; mit Wasser und Zucker gekocht liefert es eine Gallerte, sog. Gelée.

Unter Zucker versteht man solche Kohlehydrate, die einen süssen Geschmack haben, in Wasser und Weingeist löslich und z. Th. durch Hefe vergährbar sind. Man unterscheidet den schön krystallisirenden weissen Rohrzucker, den aus Weingeist schwerer krystallisirbaren Traubenzucker, sowie die ausserordentlich schwer krystallisirbaren Milchzucker und Fruchtzucker. Die ersteren drei, sowie das Dextrin drehen die Polarisationsebene, wenn auch verschieden stark, nach rechts, der Fruchtzucker und das arabische Gummi nach links.

Traubenzucker, Fruchtzucker und Milchzucker haben starke Affinität zum Sauerstoff, sie streben daher ihn sauerstoffhaltigen Verbindungen zu entziehen, sie wirken reducirend. Darauf gründen sich eine Reihe von Reactionen auf Zucker: Versetzt man eine zuckerhaltige Flüssigkeit mit überschüssiger Aetzlauge, fügt dann so lange eine Lösung von Kupfervitriol hinzu, als der zunächst entstehende Niederschlag von Kupferoxydhydrat sich mit schön lasurblauer Farbe auflöst, und erhitzt die Mischung auf 70—80°, so fällt das durch den Zucker reducirte rothe Kupferoxydul oder gelbe Kupferoxydulhydrat aus (Trommer's Probe). Ebenso wird weisses basisches Bismuthnitrat, das man nebst Aetzalkali einer Zuckerlösung zugesetzt hat, beim Erhitzen zum Sieden zu unlöslichem schwarzen Bismuthoxydul reducirt (Böttger's Probe). Rohrzucker giebt diese Reactionen im reinen Zustande nicht, sondern erst wenn man ihn durch Kochen mit verdünnter Säure in Invertzucker (Gemenge von gleichen Theilen Trauben- und Fruchtzucker) übergeführt hat. Wird die wässrige Lösung von Trauben-, Rohr- und Fruchtzucker mit etwas Hefe versetzt, so zerfällt der Zucker zu Alkohol und Kohlensäure; darauf gründet sich die sog. Gährungsprobe.

Einseitige Ernährung. Müssen Vertreter aller fünf Nährstoffgruppen: Wasser, Salze, Eiweiss, Fette und Kohlehydrate dem Körper zugeführt werden, kann nicht der eine oder der andere oder gar mehrere fortbleiben, wenn nur dafür die anderen Nährstoffe in reichlicher Menge gegeben werden? Die in Bezug hierauf angestellten und vielfach citirten älteren Versuche von Tiedemann und Gmelin u. A. können als beweisend nicht erachtet werden, weil die Versuchsthiere von dem einseitig zusammengesetzten Futter von Tag zu

Tag weniger frassen, daher sie einer langsamen Inanition erlagen und „nicht viel länger lebten, als wenn sie nur Wasser bekommen hätten". Sieht man zunächst vom Wasser und den Salzen ab, so ist es sicher erwiesen, dass ein Fleischfresser bei ausschliesslicher Fütterung mit magerem Fleisch, das neben viel Eiweiss noch etwas Fett (und Kohlehydrat) enthält, nicht nur bestehen, sondern noch Körpersubstanz ansetzen kann. Dagegen scheinen weder der Mensch, noch die Herbivoren für die Dauer von solcher reinen Eiweissnahrung leben zu können, einmal weil sie die erforderlichen grossen Fleischmassen nicht verdauen können, sodann weil sich sehr bald Widerwillen gegen solche Nahrung einstellt. Bei eiweissfreier, fett- und kohlehydratreicher Nahrung können Thiere länger als bei vollständigem Hunger am Leben bleiben.

Auch die Zufuhr anorganischer Salze ist ein nothwendiges Erforderniss für die Erhaltung der Thiere. Von diesen büssen die Thiere durch den Harn und zum Theil durch den Koth eine recht beträchtliche Menge ihres Gesammtgehaltes an Salzen ein. Nun ist aber zum Aufbau und zur Regeneration der Gewebe neben Wasser, Eiweiss, Fett und Kohlehydraten das Vorhandensein gewisser „Nährsalze", insbesondere der Natron-, Kali- und Kalksalze in Verbindung mit Chlor- und Phosphorsäure, sowie Magnesia und etwas Eisen unumgänglich nothwendig. Fütterte Forster einen Hund mit reichlichen Mengen ausgelaugter Fleischrückstände, einer Nahrung, der nur die Aschebestandtheile des Fleisches fehlen, so ging der Hund ungeachtet genügender Zufuhr der übrigen Nährstoffe an Salz- oder Aschehunger zu Grunde. Durch die Ausscheidungen von Harn und Koth laugt das Thier sich die Mineralstoffe seines Körpers selbst aus, und ist dann der Gehalt an Körpersalzen unter eine gewisse Grenze gesunken, so erliegt das Thier. Bei Aschehunger büsst in erster Linie das Blut von seinen Aschebestandtheilen ein, nämlich fast ein Fünftel.

Aus alle dem geht hervor, dass zur Erhaltung des Körperbestandes die Einführung aller Nährstoffe und zwar in einer gewissen Mischung nothwendig ist. Und auf die hierfür erforderliche Mischung weist uns die Natur selbst hin in dem Prototyp aller Nahrungsmittel oder besser der Nahrung, in der Milch. Die Milch ist ein Nährstoffgemisch, das dem Säugling von der Natur bereitet wird. Alle Säugethiere nehmen in der ersten Zeit ihres extrauterinen Lebens nur Milch zu sich und erhalten sich damit nicht nur auf ihrem Bestand, sondern nehmen dabei schneller zu, wachsen dabei schneller als je in späteren Zeiten. In der That enthält die Milch: Wasser, Eiweissstoffe, Fett (Butter), Kohlehydrate (Milchzucker) und Salze. Ein ähnliches gutes Nahrungsmittel geben Fleisch und Eier ab. Wir werden uns mit den Nahrungsmitteln später noch ausführlicher zu beschäftigen haben. In folgender Tabelle sei nur die Zusammensetzung der genannten und der pflanzlichen Nahrungsmittel, welche für unsere Zwecke zunächst von Interesse sind, gegeben.

In 100 Theilen:	Wasser	Eiweiss	Fett	Kohle-hydrate	Cellulose	Asche
Kuhmilch . . .	87,4	3,4	3,7	4,8	—	0,7
Fleisch	76,7	20,0	1,5	0,6	—	1,2
Ei (ohne Schale)	73,9	12,9	11,8	0,3	—	1,1
Hafer	12,4	10,4	5,2	57,8	11,2	3,0
Wiesenheu . .	13,0	9,5	3,1	40,9	26,7	6,8
Roggenstroh . .	13,8	3,9	1,0	34,7	40,1	6,5
Kartoffeln . . .	76,0	2,0	0,2	20,6	0,7	1,0
Rother Klee . .	78,0	3,5	0,8	8,0	8,0	1,7

Bedingungen für den Uebertritt der Nährstoffe und Nahrungsmittel in das Blut. Sollen die eingeführten Nährstoffe zum Ersatz der bei den Stoffwechselvorgängen verbrauchten Bestandtheile des Körpers dienen, so ist es erforderlich, dass sie zunächst Bestandtheile des Blutes werden. Fast alle Thiere besitzen eine innere Höhle zur Aufnahme und Verarbeitung der Nährstoffe; diese Höhle, der Darm, ist meist schlauchförmig und hat an ihrem oberen Ende eine Oeffnung, die Mundöffnung und ebenso an ihrem unteren Ende die Afteröffnung. In dieser Höhle liegen die eingeführten Stoffe gewissermassen als in einem vom eigentlichen Körper abgegrenzten Hohlraum, und nur was von den Nährstoffen die Wandungen des Darmschlauches zu durchsetzen geeignet und fähig ist, das kann in den eigentlichen Körper übertreten und zum Blutbestandtheil werden. Betrachten wir aber selbst so vorzügliche Nahrungsmittel wie Fleisch und Eier, so ist es schon von vorn herein klar, dass sie als solche in's Blut nicht übertreten können. Hierzu müssen im Wesentlichen drei Bedingungen erfüllt sein, einmal müssen die Nährstoffe flüssig, ferner in Wasser resp. so schwach alkalischen Flüssigkeiten wie das Blut (bez. die Lymphe) löslich sein oder endlich sie müssen, wie das Fett, in feinste Tröpfchenform vertheilt sein, um wie eine Milch sich mit der Lymphe (und dem Blut) mischen zu können. Nur wenige Nährstoffe nehmen wir in einer Form auf, die diesen Anforderungen genügt, so Wasser, Salze, Zucker. Entsprechen schon diesem Postulate nicht die besten Nahrungsmittel wie Fleisch und Eier, so ist es vollends für die pflanzlichen Nahrungsmittel schlechterdings unmöglich, als solche in's Blut überzutreten, sind doch hier die Nährstoffe von den in Wasser ganz unlöslichen, gegen chemische Einwirkungen ausserordentlich resistenten Cellulosenhüllen umschlossen, welche selbst vorausgesetzt, dass die darin enthaltenen Nährstoffe flüssig oder im Wasser löslich oder endlich in feinste Tröpfchenform zerstäubt wären, den Austritt derselben unmöglich macht.

Begriff der Verdauung. Die Gesammtheit derjenigen Vorgänge, durch welche das Rohmaterial der Nahrung, soweit dies

überhaupt möglich, in eine für den Thierkörper brauchbare Form übergeführt wird, bezeichnet man als „Verdauung". Schon aus dem Angeführten geht hervor, dass Vorrichtungen vorhanden sein müssen, durch welche die in den eingeführten Nahrungsmitteln enthaltenen Stoffe aus den sie einschliessenden Hüllen extrahirt, ausgelaugt und in eine flüssige, in Wasser lösliche Form gebracht werden. Zu diesem Zweck sind in und an dem Verdauungsschlauch der Thiere besondere Vorrichtungen angebracht, einmal mechanische, welche den Zweck haben, das eingeführte Material zu zerreissen, zerbeissen, zerstückeln, zerreiben, bei den pflanzlichen Stoffen die die Nährstoffe einschliessenden festen Cellulosenhüllen zu sprengen, sowie solche, welche die Fortbewegung der in den Verdauungsschlauch eingetretenen Substanzen in der Richtung vom Mund- zum Afterende bewirken. Abgesehen von diesen mechanischen Vorrichtungen verfügt der Thierkörper auch über Hilfsmittel, welche auf die Nährstoffe lösend, verflüssigend einwirken, sie in solche Form überführen, dass sie geeignet sind, Blutbestandtheile zu werden. Diese chemischen Lösungsmittel sind gegeben durch specifische Flüssigkeiten, welche vom Thierkörper selbst geliefert und an verschiedenen Stellen im Verlauf des Verdauungsschlauches und in diesen hinein ergossen werden, die Verdauungssäfte. Man kann demnach die Lehre von der Verdauung in die Mechanik und die Chemie der Verdauung eintheilen.

Drüsensecretion. Die Verdauungssäfte werden von Drüsen gebildet, welche am Verdauungsschlauch sowie in dessen Umgebung angebracht sind, sie sind Drüsensecrete. Im Gegensatz zu den verworrenen Anschauungen über die Secretion, welche noch im ersten Viertel dieses Jahrhunderts herrschten, hat zuerst Johannes Müller (1830) auf Grund vergleichend-anatomischer und embryologischer Beobachtungen gelehrt, dass die die Drüsenwandungen innen bekleidende „lebende Substanz" es ist, welche die Secretion unterhält, und dass die Verschiedenheit der Absonderung in den verschiedenen Drüsen nur von der Verschiedenheit der die Drüsenräume auskleidenden belebten Substanz abhängt, nicht aber von den mechanischen Ursachen des die Drüsen umspülenden Blutstromes. Setzt man an Stelle der „belebten Substanz" die erst 8 Jahre später aufgefundenen Zellen, so ist der Kern von Müller's Theorie noch heute zutreffend. Man definirt nach Hoppe-Seyler's Vorgang wohl am besten die Secrete als Drüsenflüssigkeiten, welche neben reichlichem Wasser Stoffe enthalten, die im Blut theils gar nicht, theils quantitativ viel spärlicher anzutreffen sind. Man muss sich demnach vorstellen, dass jene Stoffe von den Drüsen selbst theils neugebildet, theils aus Blutbestandtheilen gewissermassen in concentrirtere Form gebracht werden. Diese Thätigkeit bezeichnet man als Secretion der Drüse. Eine jede der structurlosen Membrana propria der Drüse aufsitzende Epithelzelle (bei niederen Thieren, z. B. Piscicola, kommen einzellige Drüsen vor) ist eine Secretionszelle, vergleichbar einem kleinen chemischen Laboratorium,

in welchem das von der Drüsenzelle aus dem Blut entnommene Material in einer für jede Drüse specifischen Weise verarbeitet und durch einen eigenthümlichen Akt nach dem Ausführungsgang hin, abgegeben wird. So secerniren die Speicheldrüsen Speichel, die Leber Galle, die Nieren Harn. Dass beim Secretionsvorgange die Thätigkeit der Drüsenzellen das Wesentliche ist und nicht etwa nur die Secrete einfache Durchschwitzungen, Transsudationen des Blutes in die Drüsen sind, geht einmal aus ihrer schon erwähnten eigenthümlichen chemischen Zusammensetzung hervor, ferner daraus, dass nach C. Ludwig's Entdeckung (1851) unter später näher zu erörternden Bedingungen bei energischer Drüsenthätigkeit der Druck, unter welchem das Secret abgeschieden wird, grösser werden kann, als der zeitige Druck in den Blutgefässen der Drüse, sowie daraus, dass die Eigenwärme des Secretes die in den zuführenden Blutgefässen herrschende um 1° C. und darüber übersteigen kann. Endlich gehen nach Heidenhain's Fund (1868) mit der Drüsenthätigkeit auch morphologische Veränderungen der Drüsenzellen selbst einher, wie wir solche des Genaueren bei den Zellen der Speichel-, Magen- und Pancreasdrüsen u. A. kennen lernen werden. Es ist damit wohl der schärfste Beweis geliefert für die bei der Secretion stattfindenden Umsetzungen in den Drüsenzellen selbst, deren Product eben das Secret vorstellt.

Die Verdauungssäfte wirken theils durch ihren Wasserreichthum, theils durch ihren Gehalt an Alkalien oder Säuren auf die einzelnen Nährstoffe lösend. Diese Wirkung würde aber allein nicht ausreichen, wenn nicht jedes Verdauungssecret noch einen specifischen Bestandtheil, ein sog. Ferment besässe.

Gährungs- oder Fermentprocesse. Alle organischen Substanzen sind hochzusammengesetzte und niedrig oxydirte Verbindungen d. h. sie enthalten im Molecül weniger Sauerstoff als zur Sättigung des in ihnen sich findenden C, H event. N, S und P nothwendig ist. Wie alle ungesättigten Verbindungen zeigen sie daher geringe Stabilität, dafür aber desto grössere Neigung, sich theils unter Aufnahme von Sauerstoff (Verbrennung), theils unter Wasseraufnahme in zwei oder mehrere einfacher zusammengesetzte und daher festere Verbindungen zu spalten. Eine dieser zahlreichen Spaltungen hat man schon früh bei der sog. weinigen Gährung kennen gelernt und danach die Ursache solcher Spaltungsvorgänge als Gährungserreger oder Fermente bezeichnet. Die Umsetzung verschiedener Zuckerarten in Alcohol und Kohlensäure:

$$\underset{\text{Traubenzucker}}{C_6H_{12}O_6} = 2\ \underset{\text{Aethylalcohol}}{(C_2H_6O)} + \underset{\text{Kohlensäure}}{2\ CO_2}$$

wird durch die Hefe bewirkt, welche nach der Entdeckung von Cagniard de Latour und Schwann aus Hefepilzen zusammengesetzt ist, kleinen zelligen Organismen (Saccharomyces). Lässt man Gerstenmehl mit Wasser befeuchtet stehen, so beginnt sie nach einigen Tagen zu keimen; die gekeimte Gerste heisst Malz, und

dieses zeigt die Eigenschaft Stärke in Dextrin und weiterhin in Zucker überzuführen. Diesen im Malz enthaltenen Stoff nennt man Malzdiastase. Im Vorstehenden haben wir zugleich die beiden Typen der Fermente: bei der Alcoholgährung fungiren die kleinen Organismen des Hefepilzes als Fermente, im Malz ein unorganisirter, im Wasser löslicher Stoff; jene Fermente bezeichnet man daher als organisirte, diese als lösliche oder chemische Fermente. Die chemischen Fermente sind bisher nicht genügend isolirt; nur so viel lässt sich aussagen, dass sie eiweissähnlicher Natur zu sein scheinen, ausserordentlich kräftige Wirksamkeit entfalten, so dass kleine Mengen von Ferment grosse Mengen von Substanz zu spalten vermögen, und endlich selbst nur wenig bei oder durch den Gährungsvorgang verbraucht werden. Bei und während des letzteren vermehren sich die organisirten Fermente theils durch Knospen-, theils durch Sprossenbildung. Die Gährungen kommen zu Stande durch Contact des Ferments mit den organischen Stoffen bei Gegenwart von Wasser und meist unter Mitwirkung von Wasser; bringt man das Ferment mit dem zu spaltenden organischen Stoff im trockenen Zustand zusammen, so erfolgt keine Gährung. Durch das Austrocknen gehen die Gährungspilze zu Grunde, daher die Unwirksamkeit der trockenen Hefe. Im Allgemeinen kann man sagen, dass alle die Momente, welche den Gährungspilz zerstören oder seine Existenz und Entwicklung gefährden, die Gährung sistiren. Ebenso wenig erfolgt die Gährung, wenn die chemischen oder die organisirten Fermente verändert sind, sei es dadurch, dass die Fermente auf die Coagulationstemperatur des Eiweiss (ca. 60°) erhitzt werden oder dadurch, dass sie auf andere Weise coagulirt, ausgefällt werden: durch Zusatz von Alkohol, Sublimat u. A. Nur die im thierischen Körper vorkommenden löslichen Fermente behalten bei nicht zu lange dauernder Behandlung mit Alkohol ihre Wirksamkeit. Endlich ist bemerkenswerth, dass die löslichen, insbesondere die thierischen Fermente am kräftigsten bei Körpertemperatur wirken, dass mit Abnahme der Temperatur die Wirksamkeit abnimmt und schon bei 4° C. in der Regel erlischt.

Als allgemein durchgreifendes Gesetz für die Gährungsprocesse gilt, dass die entstandenen Spaltproducte in Summa eine geringere Verbrennungswärme haben als die Muttersubstanz, aus der sie entstehen. Eine Analogie der Fermentwirkungen, die man wohl auch als „Contact- oder katalytische Wirkungen" bezeichnet, bietet die Eigenschaft gewisser edler Metalle sich mit Sauerstoff wie das Platin oder mit Wasserstoff wie das Palladium zu laden und nunmehr kräftige Umsetzungen anzuregen, Wasserstoffsuperoxyd H_2O_2 in Wasser und Sauerstoff zu spalten oder lebhafte Oxydationen einzuleiten. Auch die Fermente zerlegen sämmtlich Wasserstoffsuperoxyd.

Um eine Vorstellung von der Art dieser Wirkungen zu liefern, seien die hauptsächlichsten Fermentationsprocesse nach der Eintheilung von Hoppe-Seyler kurz betrachtet. Die eine Reihe von

Fermenten wirkt gleich verdünnten Mineralsäuren in der Siedehitze und verwandelt Stärkekleister in Dextrin und Traubenzucker:

$$\underset{\text{Stärkemehl}}{4\,(C_6H_{10}O_5)} + \underset{\text{Wasser}}{3\,H_2O} = \underset{\text{Dextrin}}{C_6H_{10}O_5} + \underset{\text{Traubenzucker}}{3\,(C_6H_{12}O_6)}$$

Fermente dieser Art bezeichnet man als Diastasen und nennt daher das Ferment der keimenden Gerste: Malzdiastase. Im Thierkörper finden sich solche Diastasen hauptsächlich im Mund- und Bauchspeichel.

Andere Fermente zeigen eine Einwirkung analog den Alkalien bei höherer Temperatur, so das Fäulnissferment, welches man von den kleinen Organismen, den Fäulnissbacterien bisher nicht zu trennen vermocht hat und daher als organisirtes ansehen muss. So zerfallen Fette bei der Fäulniss gleichwie durch ein im Bauchspeichel enthaltenes Ferment in Fettsäuren, die an das Alkali zu Seifen gebunden werden, und Glycerin (fermentative Verseifung):

$$\underset{\text{Stearin}}{C_3H_5(C_{18}H_{35}O.O)_3} + \underset{\text{Wasser}}{3\,H_2O} = \underset{\text{Stearinsäure}}{3\,(C_{18}H_{35}O.OH)} + \underset{\text{Glycerin}}{C_3H_5(HO)_3}$$

Eine dritte Reihe von Gährungsprocessen ist in ihrem molekularen Zustandekommen nicht ganz so klar, so die Milchsäuregährung, bei welcher der Zucker geradeauf in 2 Mol. Milchsäure $C_3H_6O_3$ zerfällt (Sauerwerden der Milch); die Buttersäuregährung, die sich in faulenden Gemischen an die Milchsäuregährung anschliesst und die gebildete Milchsäure in Buttersäure $C_4H_8O_2$, Kohlensäure und Wasserstoff spaltet, endlich die Essiggährung alcoholischer Flüssigkeiten (Sauerwerden des Weins und Bieres), bei der unter Aufnahme des Sauerstoffs der Luft der Aethylalcohol C_2H_6O in Essigsäure $C_2H_4O_2$ und Wasser zerfällt. Für diese hat Pasteur als Ursache die Gegenwart resp. Entwickelung von einander verschiedener, kleinster zelliger Organismen dargethan (Clostyridium butyricum bez. Mycoderma aceti).

Solchen Fermenten begegnen wir in den im Verlauf des Verdauungsschlauches ergossenen Verdauungssäften verschiedentlich; wir werden sie noch des Näheren zu betrachten haben. Vor der Hand genüge es, als allgemein giltig festzuhalten, dass unter der Einwirkung des Wassers im Verein mit derjenigen der in den Säften enthaltenen schwach sauren oder alkalischen Substanzen und vornehmlich der Fermente die Nährstoffe aus den eingeführten Nahrungs- und Futtermitteln extrahirt, verflüssigt und befähigt werden, in die Körpersäfte überzutreten. Die Residuen der Nahrung, welche noch im untersten Abschnitt des Darmrohrs, dem Mastdarm anzutreffen sind, die also nicht verdaut oder unverdaulich sind, bilden eine für den Körper werthlose Schlacke, die mit dem Koth ausgestossen wird.

An dem Verdauungsschlauch der Säugethiere wird der Unterschied zwischen Pflanzen- und Fleischfresser

von besonderer Bedeutung. Da, wie noch des Genaueren zu erörtern sein wird, die Verdauung der pflanzlichen Nahrung einen ungleich grösseren Aufwand mechanischer und chemischer Hifsmittel erfordert, als die Verdauung der animalischen Nahrung, so finden sich auch zwischen Carni-, Omni- und Herbivoren in Bezug auf die Länge und Capacität des Darmcanals sowie die Entwicklung und Ausbildung der einzelnen Abschnitte desselben die grössten Differenzen. Bei reinen Fleischfressern (Hund, Katze, Löwe, Tiger) ist der Verdauungsschlauch am kürzesten, länger bei den Omnivoren (Mensch, Affe), endlich bei den reinen Herbivoren findet sich ein ausserordentlich langer Verdauungsschlauch und in demselben noch einzelne Abschnitte zu ganz enormen Erweiterungen ausgebildet. Es genüge für's Erste dies im Grossen und Ganzen zu skizziren. So beträgt beim Tiger und Löwen die Länge des ganzen Darmtractus nur das 3fache, beim Hund das 5fache, beim Schimpansen das 6fache und beim Menschen das 9fache der Körperlänge, gemessen von der Nase resp. vom Scheitel bis zum After. Bei den Grasfressern ist der Darm zwischen 11 und 26mal so lang, als ihre Körperlänge beträgt, und zwar beim Pferd das 12fache, beim Rind das 20fache und bei der Ziege das 26fache der Körperlänge.

Mundverdauung.

Die Mundhöhle des Menschen wie die Maulhöhle der Thiere dient zur Aufnahme der festen und flüssigen Nahrung und zur mechanischen Zerkleinerung der in grösseren Stücken eingeführten festen Nahrungsmittel durch die Zähne. Das Trinken resp. Saufen der Thiere erfolgt in verschiedener Weise. Bei den Omnivoren und Herbivoren geschieht die Aufnahme von Getränk in die Mund- oder Maulhöhle durch Ansaugen; indem die Lippen sich um das die Flüssigkeit enthaltende Gefäss luftdicht herumlegen, wird durch Herabziehen des Unterkiefers bez. Herabziehen und Abplatten der Zunge ein luftverdünnter Raum in der Mundhöhle erzeugt, der durch die einströmende Flüssigkeit ausgefüllt wird. Der so beim Menschen hergestellte Saugraum kann 80 Ccm., der negative Druck im Saugraum 115 Mm. Hg und mehr betragen. Beim Schlürfen wird die Flüssigkeit zugleich mit Luft unter Zuhilfenahme der Inspirationsmuskeln aspirirt.

Der M. genioglossus streckt die Zunge vor, die Mm. hyo- und styloglossus ziehen sie in die Mundhöhle zurück; sie werden vom N. hypoglossus versorgt.

Während Säuglinge die Saugbewegungen durch Herabziehen des Unterkiefers sammt der Zunge bewirken, saugt der erwachsene Mensch nach L. Auerbach in den luftverdünnten Raum an, der durch Vorwärtsziehen der Zungenwurzel (mittels der Mm. sternothyreoidei, sterno-, omo- und thyreohyoidei) und durch das Herabziehen und die Abplattung der ganzen Zunge (mittels der Mm. geniohyoidei und hyoglossi) zu Stande kommt.

In ähnlicher Weise wie der Mensch saugen die Wiederkäuer und Einhufer

(Pferd und Esel) mittels verengter Maulspalte die Flüssigkeit an, während das Schwein die Schnauze in die Flüssigkeit hineinsteckt. Wenn der Hund säuft, steckt er die Zunge löffelförmig in die Flüssigkeit hinein, erhebt die Zungenspitze, so dass eine kleine Portion Flüssigkeit von den erhobenen Rändern und der Spitze der Zunge eingeschlossen wird, und schleudert sie nun in die Maulhöhle. Die Katzen lecken Flüssigkeiten auf: sie tauchen die Zunge ein und ziehen dieselbe, mit Flüssigkeit benetzt, schnell in das Maul zurück.

Kauen. Die meisselförmigen Schneidezähne und die scharfen spitzen Eckzähne dienen hauptsächlich zum Abbeissen und Abreissen einzelner Stücke der Nahrung. Das eigentliche Zerreiben, Zerkauen, Zermalmen geschieht mit Hilfe der Back- oder Mahlzähne. Bei den Feischfressern werden die Fleischstücke nur zerrissen, zerbissen und so geschlungen: die Backzähne dienen den Carnivoren im Wesentlichen zum Zerkleinern der Knochen. Ein eigentliches Kauen zeigen nur die Omni- und Herbivoren. Das Kauen besteht in Bewegungen des Unterkiefers gegen den feststehenden Oberkiefer in verticaler und transversaler Richtung. Den Unterkiefer ziehen nach oben die Mm. masseter und temporalis, nach oben und vorn die Mm. pterygoidei int., nach vorn die Mm. pterygoidei ext., nach unten der M. digastricus (beim Menschen auch der M. mylo- und geniohyoideus); indess kann der Unterkiefer nur dann nach unten gezogen werden, wenn das Zungenbein durch seine Muskeln (Omohyoideus, Sternohyoideus, Sternothyreoideus, Thyreohyoideus) fixirt wird. Soll das zu Zerkauende unter die Zähne, besonders die Mahlzähne, gerathen, so muss auch nach vorn ein Abschluss vorhanden sein, daher kann nur bei geschlossenem Munde leicht gekaut werden; somit ist auch der M. orbicularis oris zu den Kaumuskeln zu zählen.

Bei den Thieren, welche von unten nach oben kauen, treten die Mm. masseter, temporalis und pterygoideus int. gleichzeitig in Thätigkeit; bei denen, welche wesentlich einseitig kauen, also den Kiefer von rechts nach links und umgekehrt bewegen, ist der M. pterygoideus ext. und int. der rechten (mit dem M. masseter der linken) Seite thätig resp. umgekehrt, bei den Thieren, welche von vorn nach hinten kauen, beide Mm. pterygoidei ext. vereint. Bei den Wiederkäuern sind die seitlichen Bewegungen der Kiefer sehr ausgedehnt, bei den Nagethieren die Vor- und Rückwärtsbewegung. Die sehr stark entwickelten Backzähne der Herbivoren zeigen bei den Einhufern und Wiederkäuern die Eigenthümlichkeit, dass die Schmelzsubstanz auch in die Mahlfläche der Zähne eingestülpt ist, so dass sich hier leistenförmige Vorsprünge, die Schmelzleisten bilden, durch welche, abgesehen von der dadurch bedingten grösseren Dauerhaftigkeit der Zähne, die Futterstoffe fester gehalten und ihre Zermalmung wesentlich gefördert wird.

Es besitzt an Zähnen in beiden Kiefern zusammen:

Mensch	8 Schneide-,	4 Eck- (Augen-)	8 Back-,	12 Mahlzähne
Hund	12 „	4 „	4 Wolfs-,	24 „
Katze	12 „	4 „	— „	14 „
Schwein	12 „	4 „	4 „	24 „

Pferd	12 Schneide-,	4 Eck- (Augen-),	— Wolfs-,	24 Mahlzähne
Wiederkäuer	8 „	— „	— „	24 „

Es ist bemerkenswerth, dass die Augenzähne nur den Hengsten zukommen, den Stuten fehlen. Bei den Wiederkäuern sitzen die 8 Schneidezähne im Unterkiefer, der Oberkiefer entbehrt derselben, daher die Wiederkäuer nicht ordentlich beissen können.

Der Masseter, Temporalis, die Pterygoidei, der Mylohyoideus und vordere Bauch des Digastricus werden vom N. crotaphitico-buccinatorius vom 3. Ast des N. trigeminus, der Buccinator, Orbicularis oris und hintere Bauch des Digastricus vom N. facialis, der Geniohyoideus vom N. hypoglossus, der Sternohyoideus, -thyreoideus, Thyreohyoideus und Omohyoideus vom R. descendens n. hypoglossi versorgt.

Die Zunge schiebt die auf ihrem Rücken befindlichen Speisetheile zwischen die Backzähne; dort werden sie durch die Mahlbewegungen der Kiefer zerrieben und suchen seitlich in die zwischen den Kiefern und der Backe gelegene Tasche auszuweichen. Der M. buccinator drängt diese seitlich ausweichenden Theile wieder zwischen die Backzähne zurück. Beim Affen füllen sich beim Kauen die geräumigen Backentaschen; ihren Inhalt bringt der Affe durch Andrücken der Hand gegen die Backe wieder in die Maulhöhle.

Während des Kauens vermischt sich der gebildete Speisebrei auf's innigste mit dem reichlich zuströmenden Mundsaft. Dadurch werden die Kaubewegungen wirksam unterstützt, insbesondere wenn die Nahrung trocken ist. Ausserordentlich fein kaut das Pferd; es ist, wie sich weiterhin zeigen wird, dieses feine Zerkauen, das einen grossen Theil der Cellulosenhüllen sprengt, für die Auslaugung der Nährstoffe aus dem Futter durchaus nothwendig. Sind die Kauwerkzeuge, in erster Linie die Mahlzähne des Pferdes, wie dies im Alter eintritt, schlecht oder nur defect, so leidet die Ernährung des Pferdes erheblich darunter. Dasselbe ist bei alten Leuten der Fall, die infolge schlechter Zähne die Speisen ungenügend zerkauen. Rinder kauen zuerst grob, erst das zweite Kauen, das Wiederkauen ist fein.

Mundspeichel. In die Mund- oder Maulhöhle ergiessen sich 4 Säfte: der Mundschleim und die Secrete der 3 Speicheldrüsen: Parotis, Submaxillaris, Sublingualis (bei Hund und Katze sind Submaxillaris und Sublingualis zu einer Drüse vereinigt, dafür haben sie noch eine besondere Speicheldrüse, die Orbitaldrüse). Ihre Secrete verbinden sich zu dem Mundspeichel bez. Maulspeichel, welcher zunächst dazu dient, die Speisetheile zu durchfeuchten und sie schlüpfrig zu machen. Der gemischte Mundspeichel ist eine farblose, fadenziehende, bald mehr, bald weniger trübe Flüssigkeit, ohne Geschmack und Geruch, von meist alkalischer Reaction. Die Trübung des Speichels rührt von morphotischen Elementen her, einmal den Speichelkörperchen, welche den farblosen Blutkörperchen ähnlich lebhafte Molecular- und amöboide Bewegung zeigen,

ferner von dem Epithel der Backen- und Mundschleimhaut, das aus sehr grossen platten kernhaltigen Zellen besteht. Sein spec. Gewicht schwankt zwischen 1,004 und 1,007, die Menge seiner festen Bestandtheile zwischen $^1/_2$ und 1 pCt., selten und nur unter besonderen Bedingungen ist sie höher; der Speichel ist also für gewöhnlich ungeachtet seiner Viscosität sehr arm an festen Bestandtheilen. Von organischen Salzen enthält er am reichlichsten Chloralkalien (Chlornatrium und Chlorkalium), etwas phosphorsaure Alkalien und Erden, ferner nicht unbeträchtliche Mengen von kohlensaurem Kalk, der, durch die vom Speichel absorbirte Kohlensäure als doppelkohlensaurer Kalk in Lösung gehalten, beim Stehen des Speichels an der Luft infolge Abdunstens der Kohlensäure ein krystallinisches Häutchen und auch den fast ausschliesslichen Bestandtheil der ab und zu angetroffenen Speichelsteine bildet; letztere entstehen, wenn jene Abscheidung schon in den Speicheldrüsen oder in deren Ausführungsgängen erfolgt. Endlich finden sich im Speichel des Menschen und mancher Thiere geringe Mengen von Rhodankalium (Schwefelcyankalium) KCNS, das sich mit Eisenoxydsalzen blutroth färbt. An organischen Stoffen enthält der Speichel eine Spur durch Kochen gerinnbaren Albumins, ferner in wechselnder Menge Mucin oder Schleimstoff. Die Gase des Speichels bestehen fast nur aus Kohlensäure, z. Th. einfach absorbirt, z. Th. chemisch gebunden.

Mucin, aus C, H, O, N, S bestehend und zu den Albuminoiden gehörig, findet sich in manchen Secreten und im embryonalen unreifen Bindegewebe (Wharton'sche Sulze des Nabelstrangs), dem es eine glashelle, fadenziehende Beschaffenheit verleiht. Im Wasser unlöslich, aber darin aufquellend, löst es sich in Alkalien, auch in Kalk- und Barytwasser; in der Siedehitze gerinnt es nicht, durch Alcohol wird es ausgefällt. Seine characteristische Reaction besteht darin, dass es von Essigsäure gefällt wird und sich im Ueberschuss des Fällungsmittels nicht auflöst. Mineralsäuren fällen zwar das Mucin, doch löst es sich im Ueberschuss derselben auf. Beim Kochen des Mucin mit verdünnten Mineralsäuren wird eine zuckerähnliche reducirende (S. 117) Substanz abgespalten.

Der gemischte Speichel des Pferdes ist wasserhell, ausserordentlich zäh, enthält über 1 pCt. feste Stoffe, darunter 0,8 pCt. Salze. Der gemischte Speichel des Hundes enthält nur $^1/_2$ bis 1 pCt. feste Stoffe; sowohl beim Pferd wie beim Hund fehlt Rhodankalium.

Einen wesentlichen Bestandtheil bildet ein organischer Fermentstoff, die Speicheldiastase (schlechter „Ptyalin" genannt) welche, wie schon Leuchs (1831) gefunden hat, analog der Malzdiastase (S. 122), gequollene Stärke, Stärkekleister fast momentan in Dextrin und Zucker überführt. Wie alle Fermentationen, geht auch die der Speicheldiastase am besten bei höherer Temperatur vor sich, am schnellsten bei Blutwärme, 35 bis 40° C. Bei 60°, sicher bei 70° wird das Ferment ganz unwirksam. Zuerst wird bei Digestion von Stärkekleister mit Speichel der Kleister ver-

flüssigt, dabei entsteht lösliche Stärke, Nasse's Amidulin, welche sich mit Jod noch blau färbt. Nach etwa 1/4 Minute erhält man auf Jodzusatz nicht mehr die blaue Farbenreaction der Stärke, sondern die burgunderrothe des Dextrin (S. 117), Brücke's Erythrodextrin; daneben kann man durch die Trommer'sche Probe, sowie durch die Gährungsprobe (S. 117) die Anwesenheit von Zucker nachweisen. 1 Ccm. menschlicher Speichel verflüssigt schon innerhalb 1/2 Minute Kleister aus 2 Grm. Stärke vollständig. Auch auf rohes Stärkemehl wirkt menschlicher Speichel ein, jedoch nach Hammarsten erst in längerer, je nach der Stärkeart wechselnder Zeit; in fein gepulvertem Zustande wird Kartoffelstärke schon in 5 Minuten verzuckert; ähnlich, wie die feine Pulverisirung wirken die Kaubewegungen.

Nach Musculus und v. Mering ist sowohl der von der Malzdiastase wie vom Speichelferment gebildete Zucker der Hauptsache nach Malzzucker, Maltose $C_{12}H_{22}O_{11} + H_2O$, und daneben entsteht nur wenig Traubenzucker. Die Maltose krystallisirt in weissen Nadeln, ist in Weingeist schwerer löslich als Traubenzucker; sie dreht die Polarisationsebene fast 3mal so stark als der letztere nach rechts, dagegen reduciren erst 3 Theile Maltose die gleiche Menge Kupferoxyd wie 2 Theile Traubenzucker. — Uebrigens findet sich neben Erythrodextrin ein zweites, durch Jod nicht färbbares, durch Alcohol ausfällbares Dextrin, das sog. Achroodextrin, das von der Speicheldiastase nicht weiter angegriffen wird.

Von allen Thieren besitzen nur der Mensch, der Affe und die Nagethiere (Kaninchen, Ratte, Maus, Eichhorn, Meerschweinchen) einen diastatisch wirksamen Speichel, dagegen ist der Speichel der Carnivoren (Hund, Katze) und unter den Omnivoren der von Bär und Schwein diastatisch fast unwirksam. Nur der Maulspeichel des Pferdes ist von einer kräftigen, der vom Rind und Schaf von einer ziemlichen diastatischen Energie auf Stärkekleister und sogar auch auf rohe ungequollene Stärke. Bei den Thieren, denen die Speicheldiastase fehlt, kann daher der Speichel nur dazu dienen, das aufgenommene, meist trockene Futter zu durchfeuchten, schlüpfrig und so für die Fortbewegung aus der Maulhöhle nach der Speiseröhre geeignet zu machen. Dem entsprechen auch die enormen Differenzen in der Speichelmenge, welche verschiedene Thiere innerhalb 24 Stunden seceniren. Während dieselbe beim Menschen auf 500—800 Grm. pro Tag geschätzt wird, scheiden Pferde bis 40, Rinder sogar bis 60 Kgrm. Speichel aus, also 1/12—1/10 ihres Körpergewichtes.

Im Allgemeinen wird um so mehr Speichel gebildet, je trockner das Futter ist und je weniger Trinkwasser dazu verabreicht wird. Colin hat Pferden gemessene Mengen verschiedener Futterstoffe gegeben, ihnen dann die Speiseröhre am Halse angeschnitten, durch diese Oeffnung die mit Speichel durchmischten Bissen abgefangen und gewogen. Die Differenz des Gewichtes dieser Bissen und des gereichten Futters gibt die Menge des Speichels, der zum Zerkauen und Schlüpfrigmachen des Bissens hinzugefügt werden musste. Es

hat sich so herausgestellt, dass bei Heu und Stroh das vierfache, bei Gerstenmehl und Hafer das doppelte, bei feuchtem Heu etwa das halbe Gewicht an Speichel hinzugegeben und bei mit Wasser angerührtem Gerstenmehl fast gar kein Speichel gebildet wird. Hand in Hand mit der Grösse der Speichelsecretion sehen wir auch die der Parotiden gehen. Schneidet man die Ausführungsgänge der Speicheldrüsen irgend wo an und bindet in diese feine Glasröhrchen ein, durch welche man den Speichel nach aussen ableitet, sog. künstliche Speichelfisteln, so überzeugt man sich, dass der wasserklare Parotisspeichel der an festen Bestandtheilen ärmste ist, daher Cl. Bernard die Parotiden als wasserbereitende „aquipare" Drüsen anspricht. Beim Pferd erhielten Ellenberger und Hofmeister beim Kauen von Hafer, Heu oder Häcksel 2—4 Kgrm. Parotidenspeichel in der Stunde. Mucin enthält weder er noch die Drüse, dagegen ist er sehr reich an Calciumcarbonat, daher er beim Stehen an der Luft sich stark milchig trübt. Der Submaxillarspeichel ist ein wenig fadenziehend, der Sublingualspeichel schleimähnlich und sehr concentrirt; beide enthalten Mucin. Bei den Carnivoren sind die Parotiden sehr klein, weil zu ihrer wasserreichen Nahrung (Fleisch enthält fast 75 pCt. Wasser) wenig Speichel hinzugegeben zu werden braucht. Bei den Herbivoren, welche trockenes Futter fressen, findet man die Parotiden ausserordentlich stark entwickelt.

In erster Reihe steht die Entwickelung der Parotiden und die Menge des gelieferten gemischten Speichels in einer sichtbaren Abhängigkeit von der Beschaffenheit der Nahrung derart, dass bei Fleischnahrung am wenigsten, bei Pflanzennahrung am meisten Speichel abgeschieden wird, und zwar um so reichlicher, je trockner das Futter ist, während die Speichelmenge der Omnivoren etwa in der Mitte zwischen beiden steht. Im nüchternen Zustand ist die Speichelsecretion gering, wird durch Sprechen und Rauchen, durch den Geruch, ja sogar schon durch die Vorstellung eines leckeren Mahls gesteigert und durch Einleitung von Kaubewegungen ad maximum gebracht. Die Secretion des Speichels in Abhängigkeit von jenen einzelnen Factoren erfolgt durch nervösen Einfluss, mit dem wir uns bei der Lehre von der Innervation der Speicheldrüsen zu beschäftigen haben werden. Es sei hier nur der interessanten Beobachtungen an den Speicheldrüsenzellen gedacht, welche es über allen Zweifel erheben, dass die wesentlichen und charakteristischen Stoffe des Speichels in den Drüsen selbst gebildet werden.

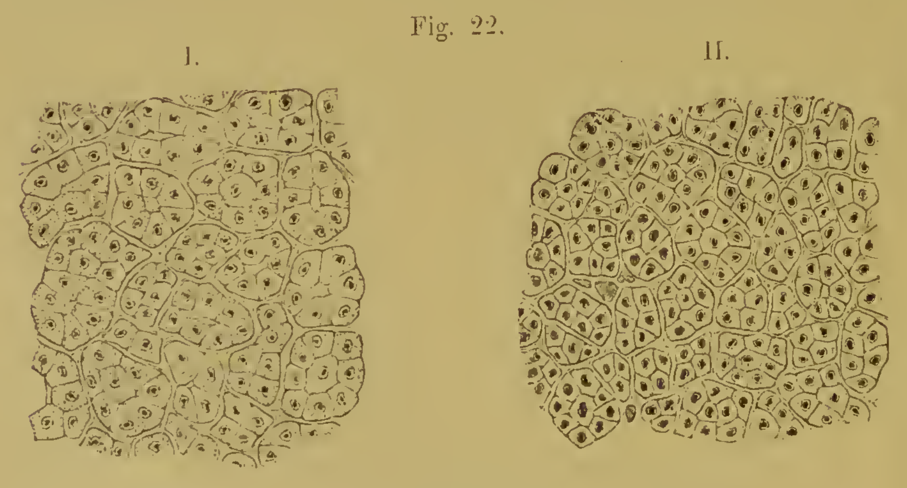
Die Speicheldrüsen gehören zu den zusammengesetzten acinösen Drüsen. Die Ausführungsgänge einer Reihe von Acini treten zur Bildung der Speichelröhren zusammen, welche mit einem cylindrischen Stäbchenepithel besetzt sind. Heidenhain unterscheidet an ihnen: Schleimdrüsen (Schleimspeichel-) und Eiweissdrüsen. Zu den Schleimdrüsen einfachster Form gehören die Drüsen der Zunge und des Oesophagus: hier liegen der Membrana propria überall grosse helle Zellen mit einem kleinen Kern an. Etwas complicirter ist der Bau anderer Schleimdrüsen, so der Orbitalis und der Sublingualis aller Säugethiere, ferner der Submaxillaris des Hundes und der Katze.

In letzteren sieht man im Acinus grosse, helle, kaum granulirt erscheinende Zellen und daneben an einigen Stellen der structurlosen Wand direct aufsitzend, also wandständig, kleine, länglich runde, granulirte Zellen mit rundlichem Kern, die Giannzzi'schen Halbmonde; Heidenhain nennt sie Randzellen, die übrigen Centralzellen. Mit Carmin färben sich diese kaum, während die Randzellen sich lebhaft roth färben; die Centralzellen enthalten Mucin, die Randzellen ein eiweisshaltiges Protoplasma, daher der Unterschied in der Färbbarkeit. Versetzt man die Drüse in sehr energische Thätigkeit, so sieht man in dem Maasse, als die Drüse secernirt, die Randzellen an Zahl und Grösse zunehmen, während die Centralzellen abnehmen. Die mit Carmin sich stark roth färbende Randzone wird immer mächtiger, während die blassrothe Innenzone mehr und mehr schwindet. Bei der Speichelsecretion scheinen demnach die Centralzellen zu zerfallen und nun der frei gewordene Schleim oder Partikelchen der Zellen selbst von der ausgeschiedenen Speichelflüssigkeit fortgeschwemmt zu werden, dagegen vom Rande der Acini her eine kräftige Wucherung der als jüngere zu betrachtenden Protoplasmazellen stattzufinden, welche bei der Thätigkeit der Drüse sich in Centralzellen umwandeln, wobei das Eiweiss ihres Protoplasma sich grossentheils in Mucin umsetzt. Nach A. Ewald und Stöhr sollen die Centralzellen nur ihr Mucin entleeren, ohne dabei zu Grunde zu gehen.

Die Zellen der Eiweissdrüsen, zu denen die Parotis aller Säugethiere und die Submaxillaris des Kaninchens gehören, erscheinen dagegen stets mit dunkeln Körnchen erfüllt, sodass die Zellgrenzen nicht ohne weiteres wahrnehmbar sind; nach Alcoholhärtung und Carminfärbung sieht man in einer ungefärbten Grundsubstanz dunkle Körnchen und einen unregelmässig zackigen rothgefärbten Kern: die Zellen haben einen hohen Eiweissgehalt, werden durch Mineralsäuren getrübt, durch starke Essigsäure aufgehellt. Die Submaxillaris des Menschen ist eine gemischte Drüse, insofern Abschnitte vom Character der Schleimdrüsen und solche von Eiweissdrüsen neben einander vorkommen.

Sehr schön lassen sich nach der Entdeckung von Heidenhain (1868) die Unterschiede im Aussehen der ruhenden und

Fig. 22.



Ruhende und thätige
Parotis des Hundes nach Heidenhain.

der energisch thätigen Drüse an der Parotis des Hundes verfolgen. In der thätigen Drüse (Fig. 22, II.) sind die Zellen durchgängig verkleinert, die Zellsubstanz bildet oft nur eine schmale Zone um den Kern, während im Ruhezustande (I) der Durchmesser der Zelle 2 bis 3 mal so gross ist als der des Kerns. Die Grundsubstanz der Zellen der ruhenden Drüse ist hell, die der thätigen Drüse stark getrübt. Die Volumabnahme der thätigen Zellen spricht dafür, dass sie Substanzen an das Secret abgegeben haben; die Abnahme der hellen Grundmasse im Zellleib der thätigen Drüse, dass erstere es gewesen, auf deren Kosten die Secretbestandtheile gebildet worden sind.

Verdauungsvorgänge in der Mundhöhle. Ausser der mechanischen Zerkleinerung und der Einspeichelung der Speisen kann auch ein Theil der in Wasser oder in dem schwach alkalischen Mundspeichel löslichen Stoffe der Nahrung in Lösung übergeführt werden. Da trockene Stoffe keine Geschmacksempfindung hervorrufen, vielmehr nur im gelösten Zustande die Endigungen der Geschmacksnerven in der Zungenschleimhaut erregen, so ist der Mundspeichel auch der Vermittler der Geschmacksempfindungen. Bei den Thieren, die einen diastatisch wirksamen Speichel besitzen, mag auch ein Theil der in gekochtem (vielleicht auch der in rohem) Zustand eingeführten Stärke chemisch in Dextrin und Zucker übergeführt werden. Indess dürfte bei dem nur kurzen Verweilen der Speisen in der Mundhöhle kaum ein erheblicher Theil von Amylum schon hier der fermentativen Umwandlung unterliegen.

Schlingen und Schlucken. Die zerkleinerten und durch Imbibition mit dem Mundspeichel in einen Brei verwandelten Speisetheile werden durch die Bewegungen der Zunge, wobei diese infolge Contraction ihrer Querfasern (M. transversus linguae) eine Mulden- oder Löffelform annimmt, sodass die Ränder gegen die Zähne resp. den harten Gaumen anstossen und so ein länglich runder Hohlraum gebildet wird, in eine diesem Hohlraum entsprechende Form gebracht, zu einem rundlichen Ballen, einem Bissen (bolus) formirt, der nun, wie aus neueren Untersuchungen von Kronecker, Falk und Meltzer hervorgeht, mit grosser Geschwindigkeit in einem Akt durch Rachen und Speiseröhre bis hinab in den Magen unter hohem Druck hinuntergeschleudert, gewissermassen hinuntergespritzt wird. Der drückende Spritzenstempel wird durch kräftige Contraction beider Mm. mylohyoidei, welche als Diaphragma oris die Mundhöhle nach unten abschliessen, hergestellt. Diese erheben den Boden der Mundhöhle sammt dem Zungenbein, drängen so den Zungenkörper nach hinten und oben, während gleichzeitig die Zungenwurzel durch die Mm. hyoglossi nach hinten und unten gezogen wird. Dadurch wird die Rachenhöhle, der eigentliche Spritzraum nach vorn luftdicht abgeschlossen. Durch diese Spritzwirkung entsteht im Rachenraum eine Drucksteigerung von mindestens 15 Mm. Hg-Druck. Es bedarf nur noch

des luftdichten Abschlusses der Choanen nach der Nasenhöhle und des Kehlkopfeinganges. Ersterer wird dadurch hergestellt, dass durch Contraction der Levatores palati mollis und der Mm. palatopharyngei der weiche Gaumen erhoben und horizontal ausgespannt wird. Indem nun durch die Mm. mylohyoidei mit dem Zungenbein zugleich der Kehlkopf erhoben und gegen die Zungenwurzel gedrückt wird, muss der Kehldeckel auf den Eingang zum Kehlkopf gepresst und so die Passage gesperrt werden. Gesichert wird dieser Verschluss durch Abschluss der Stimmritze: die Stimmbänder legen sich infolge der Zusammenziehung der Mm. thyreo-arytaenoidei und crico-arytaenoidei laterales hart aneinander. Der ganze Vorgang der Ueberführung der Schluckmasse, gleichviel ob dieselbe aus einem Bissen oder nur aus Flüssigkeit besteht, aus der Mundhöhle in die Speiseröhre (bez. in den Magen) heisst Schlingakt oder Schluckakt. Das Hinabspritzen der Schluckmasse aus der Mundhöhle bis in den Magen erfolgt ausserordentlich schnell, in weniger als $^1/_{10}$ Secunde, und erst wenn der Spritzakt beendet ist, also dem eigentlichen Schluckakt nachfolgend, beginnen Contractionen der Musculatur der Rachen- und Speiseröhrenwand; letztere können den Transport etwa zurückgebliebener Reste der Schluckmasse nach dem Magen besorgen,

Ab und zu kommt es vor, dass besonders bei schnellem Schlingen der Verschluss nicht ganz vollständig ist, dann dringen Speisepartikel durch die Choanen ein, wir sagen dann, wir haben uns verschluckt. Verirren sich Speisetheile in den Kehlkopf, so entsteht starker Hustenreiz und mit einem kräftigen Exspirationsstoss werden die eingedrungenen Fremdkörper ausgeworfen. Bezüglich der Bedeutung des Kehldeckels beim Schlucken hat Longet sich bei Hunden überzeugt, dass nach Entfernung des Kehldeckels feste Speisen zwar gut geschluckt werden, Getränke aber sich regelmässig in die Luftröhre verirren und heftige Hustenanfälle hervorrufen. Die Schlingbewegungen stehen unter dem Einfluss des Nervensystems; ihr Zustandekommen wird uns später beschäftigen. Wie wichtig die allseitige Durchfeuchtung des Futters durch den Speichel gerade für den Schlingakt ist, lehren Versuche von Magendie. Die Zeit, welche ein Pferd bei freiem Zutritt des Speichels zum Schlingen einer bestimmten Futtermenge braucht, vergrössert sich um mehr als die Hälfte, wenn infolge Unterbindung der Ausführungsgänge der Speicheldrüsen der Speichelerguss in die Maulhöhle abgeschnitten ist.

Den Mylohyoideus versorgt der R. crotaphitico-buccinatorius vom 3. Ast des Trigeminus, den Hyoglossus der N. hypoglossus, den Levator palati mollis und den Palatopharyngeus der R. palatinus vom Facialis und der R. pharyngeus N. vagi, die Schliesser der Stimmritze der N. laryngeus inf. vom N. vagus. Nach Kronecker können die Schluckbewegungen durch gleichzeitige Reizung des N. glossopharyngeus reflectorisch gehemmt werden. Jede Schluckbewegung ist nach Steiner von einem In- und Exspirationsakt begleitet.

Die an den Schluckakt anschliessende und durch ihn erregte Contraction der Speiseröhremuskeln erfolgt so, dass vom Schlund angefangen und bis zum Magen successive fortschreitend sich

in regelmässiger Folge nacheinander die Zusammenziehung vollzieht, also gleichsam eine Contractionswelle allmälig vom Schlund nach dem Mageneingang abläuft. Eine solche ein Rohr entlang allmälig ablaufende Contraction nennt man eine peristaltische Bewegung.

Beim Trinken des Pferdes sieht man an der linken Seite des Halses dicht neben der Wirbelsäule, wo der Oesophagus nach Kreuzung mit der Luftröhre ganz oberflächlich liegt, eine Schlauchwelle von vorn nach hinten die Speiseröhre entlang laufen.

Es ist endlich bemerkenswerth, dass das Schlucken willkürlich oder unwillkürlich (reflectorisch) eingeleitet werden kann; aber auch wenn willkürlich begonnen, läuft der Schluckakt weiterhin unwillkürlich ab und kann durch unseren Willen nicht gehemmt werden.

Im ruhenden Zustand erscheint das Lumen der Speiseröhre auf dem Querschnitt nicht rundlich, sondern sternförmig. Um die Ausdehnung und Erweiterung des Oesophagus durch den hinabgleitenden Bissen zu gestatten, ist das Volumen der Mucosa grösser, als das der sie nach aussen umgebenden elastischen und sehr dehnbaren Muskelhaut, daher sich jene in Falten legen muss. Die Speiseröhre besitzt eine äussere Schicht längsverlaufender und eine innere Schicht circulär verlaufender quergestreifter Muskelfasern. So lange die Speiseröhre am Halse verläuft, hat sie beim Menschen quergestreifte Muskelfasern; sobald sie die obere Brustapertur überschritten, glatte Muskelfasern. Beim Pferde finden sich in der Speiseröhre glatte Muskelfasern von der Höhe der Herzbasis ab, doch laufen noch zwei Spiraltouren quergestreifter Fasern um die glatten Fasern bis zum Ende der Speiseröhre hinunter. Die meisten übrigen Säugethiere haben quergestreifte Muskulatur bis hinunter zum Magen, nur beim Hunde finden sich quergestreifte und glatte Muskelfasern neben einander. Das Vorkommen quergestreifter Muskulatur ist deshalb bemerkenswerth, weil sie hier, wie auch beim Herzen (S. 28), unwillkürliche Bewegungen, d. h. solche, die wir durch den Willen nicht beeinflussen können, vermittelt. Entsprechend dem allgemeinen Gesetze, dass die Bewegung der quergestreiften Muskulatur schnell auf ihren Höhepunkt ansteigt und auch schnell wieder nachlässt, während die glatten Fasern langsam und allmälig auf die Höhe der Zusammenziehung gelangen und ebenso wieder ganz allmälig in den Zustand der Ruhe zurückkehren, erfolgt beim Menschen und Pferde die Bewegung am schnellsten im obersten Theile der Speiseröhre, langsamer im unteren Theile. An dem Magenende, dem cardialen Theil, sind die Ringmuskeln zu einer starken Schicht entwickelt und bilden einen Schliessmuskel, den Sphincter cardiacus. Hier grenzt das geschichtete Pflasterepithel der Oesophagusschleimhaut in einem gezackten Rande an das Cylinderepithel des Magens, doch trifft dies nur für die Carnivoren und ferner für die Menschen und den Affen zu.

Magenverdauung.

Wegen der hier vorliegenden, grundverschiedenen Verhältnisse ist der Magen der Carnivoren sowie der von Mensch und Affe einerseits, der der Herbivoren andererseits gesondert zu behandeln.

Bei den Carnivoren, beim Menschen und beim Affen besteht der

Magen, von aussen nach innen betrachtet, zunächst aus der Peritonealschicht, dann einer Schicht von glatten längsverlaufenden, ferner einer Schicht von glatten circulärverlaufenden Muskeln, auf welche die bindegewebige Submucosa folgt, der die überaus dicht mit Drüsen besetzte Mucosa aufsitzt. Die Ringmuskelschicht ist am Magenausgang am stärksten entwickelt und bildet hier den Sphincter pylori. Die innere Oberfläche ist besonders im Fundus durch die Plicae villosae vermehrt; die Magenschleimhaut wird von dicht gedrängten, vertical stehenden tubulösen Drüsen durchsetzt und führt unter dem Drüsengrund eine Muskelschicht, die sog. Muscularis mucosae. Das Cylinderepithel des Magens steigt nur in den Drüseneingang, etwa bis zu $^1/_4$—$^1/_3$ der Drüsenlänge, hinab.

Man unterschied die Drüsen in der Gegend des Fundus als Labdrüsen von den Schleimdrüsen, welche in der Gegend des Pylorus liegen. Das Epithel der Schleimdrüsen ist von cylindrischer bis flaschenförmiger Gestalt. Die Labdrüsen, welche viel länger sind als die Schleimdrüsen und ein viel engeres Lumen haben, enthalten in der Axe dichtgedrängte kleine helle kernhaltige Zellen (Heidenhain's Hauptzellen) und daneben der Membrana propria anliegend, sie hier und da ausbauchend, nie aber bis in's Drüsenlumen reichend, kugelige grosse kernhaltige Zellen mit dunklem körnigen eiweissreichen Inhalt (sich mit Carmin oder Anilin tief roth resp. blau färbend), die Labzellen (Heidenhain's Belegzellen). Hund, Schwein, Kaninchen haben lange Labdrüsen; Meerschweinchen, Maulwurf, Fledermaus kurze. Nach Heidenhain besteht der Unterschied zwischen Pylorus- und Fundusdrüsen nur darin, dass die ersteren nur Hauptzellen, die letzteren Haupt- und Belegzellen enthalten. Er nennt deshalb die Pylorusdrüsen: einfache Magendrüsen, die Fundusdrüsen: zusammengesetzte Magendrüsen.

Der Gewinnung des Magensaftes stellten sich früher grosse Schwierigkeiten in den Weg, weil vom nüchternen Magen kein Saft secernirt wird. Die Magendrüsen gerathen erst in Thätigkeit, wenn Speisen in den Magen gelangt sind oder sonst ein mechanischer oder chemischer Reiz auf dessen Schleimhaut wirkt; dann wird der vorher blassrothe Magen tiefroth, blutreich und es treten, wenn auch sehr langsame Bewegungen des Magens auf. Réaumur (1752) und Spallanzani (1784) suchten sich dadurch Magensaft zu verschaffen, dass sie an Fäden befestigte Schwämme von Hunden verschlucken liessen und den Inhalt der herausgezogenen Schwämme ausdrückten. Dann hat Beaumont (1834) bei einem canadischen Jäger St. Martin, der durch Schuss eine Verletzung der Bauch- und Magenwand mit nachfolgender Verlöthung beider, eine Magenfistel acquirirt hatte, Beobachtungen über den Magensaft angestellt. Und dieses gleichsam von der Natur gemachte Experiment brachte zuerst Bassow (1842) und wohl unabhängig von ihm Blondlot auf den fruchtbringenden Gedanken, in analoger Weise beim Hund künstliche Magenfisteln anzulegen. Mit Hilfe derselben sind erst gesicherte Kenntnisse über die Zusammensetzung des Magensaftes gewonnen worden. Der Magensaft wird nicht dauernd abgesondert, sondern nur auf mechanischen Reiz (Kitzeln mit einem Federbart)

und durch chemische Reize, von denen Aetherdämpfe sich am wirksamsten erweisen, oder durch den Reiz des hineingelangenden Futters. Im nüchternen Zustande ist die Magenoberfläche mit einem zähen Schleim bedeckt, der in der Regel alkalische bis neutrale Reaction gibt. Wird der Magen thätig, röthet sich seine Innenfläche, so sieht man zunächst helle Tröpfchen hervorquellen von neutraler bis schwach saurer Reaction, allmälig nimmt die Ausscheidung des Magensaftes und damit auch die Intensität der sauren Reaction zu. Der Magensaft von Carnivoren und vom Menschen reagirt energisch sauer. Er ist klar, farblos bis blassgrau, von fadem Geruch und Geschmack. Sein spec. Gewicht beträgt 1,005—1,009. Dem entsprechend enthält der Magensaft bis zu $2^1/_2$ pCt. feste Bestandtheile. Von den festen Stoffen sind die wichtigsten die freie Säure und ein Fermentstoff, das Pepsin. Die freie Säure ist, wie jetzt feststeht, Salzsäure, und zwar enthält der Magensaft des Menschen etwa 0,1—0,25 pCt., der Magensaft des Hundes sogar über 0,3 pCt. HCl. Von dieser abgesehen, finden sich darin noch 0,2 pCt. Chloride (NaCl, KCl, NH_4Cl, $CaCl_2$), ferner Phosphorsäure an Kalk, Magnesia und Eisen gebunden in Form der Monophosphate als $CaH_4(PO_4)_2$ u. s. w.

Methode der Fistelanlegung nach Cl. Bernard. Die Bauchhöhle wird in der Linea alba durch einen vom Proc. xiphoideus sterni beginnenden Schnitt eröffnet, ebenso, nach vorgängigem Annähen der Magenwand an die Ränder der Bauchwunde, eine hervorgezogene Falte der Magenwand von 3 bis 4 Ctm. Länge, in diese ein Neusilberröhrchen mit einer, deren inneres freies Ende überragenden Randplatte, die sog. Canüle eingeführt, die Magenwunde um die Canüle festgebunden und die Canüle sammt dem Magen durch einige Nähte in der Bauchwunde fixirt. Damit die Canüle nicht in den Magen hineingleitet, wird auf den, zur Bauchwunde herausragenden Theil ein zweites Röhrchen aufgeschraubt, dessen Randplatte bis an die Bauchwandungen vorgeschoben den Contact des Magens mit der Bauchwand sichert.

Das Pepsin ist, wie die meisten thierischen Fermente, ein eiweissähnlicher, nicht diffusibler Stoff; es zeigt eine sehr energische Wirkung auf Eiweiss, aber nur wenn zugleich freie Säure etwa in der Menge, wie im Magensaft vorhanden ist. Dass es sich bereits in der Magenschleimhaut als solches oder in einer Vorstufe findet, geht aus Versuchen von Eberle (1834) und Schwann hervor, nach denen man das wirksame Princip in Lösung erhält, wenn man die Oberfläche der Magenschleimhaut mit dem Messer abschabt und mit Wasser versetzt oder die abgezogene Schleimhaut fein zerschneidet und mit Wasser extrahirt. Indess haben diese Wasserauszüge den Nachtheil, dass sie leicht in Zersetzung übergehen. v. Wittich hat eine sehr empfehlenswerthe Methode angegeben, die Fermente mit Glycerin zu extrahiren, das zugleich conservirend wirkt, Fäulniss nicht aufkommen lässt. Am besten behandelt man die ausgewaschene und gut zerkleinerte Schleimhaut mit Alcohol und extrahirt dann den getrockneten und

fein pulverisirten Niederschlag mehrere Tage hindurch mit Glycerin. Mit Hilfe solcher Verdauungsflüssigkeiten kann man ausserhalb des Organismus künstliche Verdauung anstellen, die für das Studium von ausserordentlicher Wichtigkeit ist, weil es so am besten gelingt, die einzelnen Bedingungen, die für den Verdauungsvorgang von Bedeutung sind, festzustellen.

Da für alle Fermentationen das Optimum ihrer Wirksamkeit etwa bei Körperwärme liegt, ist es vortheilhaft, das künstliche Verdauungsgemisch in ein Luft- oder Wasserbad zu bringen, dessen Temperatur auf 35—40° C. regulirt ist (Brütofen oder Thermostat). Je niedriger die Temperatur, desto mehr wird die Einwirkung des Fermentes verzögert, bis bei etwa 0° C. das Pepsin absolut unwirksam wird. Wie alle Fermente, wirkt das Pepsin schon in den geringsten Mengen. Es empfiehlt sich zu Versuchen gut ausgewaschene Fibrinflocken, noch besser gekochtes Fibrin oder Scheibchen von hartgekochtem Hühnereiweiss zu wählen, weil man an diesen schon mit blossem Auge den Auflösungsvorgang verfolgen kann. Fügt man zu einem wirksamen Glycerinextract Fibrinflocken, so erhält man ungeachtet mehrstündiger Digestion bei 40° C. keine Spur von Auflösung. Bringt man in eine 0,2proc. Salzsäure etwas Fibrin, so sieht man dieses stark aufquellen, durchscheinend werden, aber auch nach mehrstündiger Digestion ist keine Lösung erfolgt; höchstens hat die Säure einen kleinen Theil in Acidalbuminat (S. 12) verwandelt. Digerirt man endlich Fibrin mit 0,2proc. Salzsäure, der man einige Tropfen eines Pepsinglycerinextractes hinzufügt, so wird in kurzer Zeit ein grosser Theil des Fibrins gelöst, und schon nach 1—2 Stunden ist kaum noch ungelöstes Fibrin vorhanden.

In dem Verdauungsgemisch findet sich einmal Acidalbuminat (S. 12) oder Syntonin, das bei sorgfältigem Neutralisiren feinflockig ausfällt (daher auch als „Neutralisationspraecipitat" bezeichnet), dann aber eine von dem löslichen Eiweiss abweichende Modification, die auch in der neutralen Flüssigkeit gelöst bleibt, und die man nach Lehmann als Pepton bezeichnet. Die Peptone unterscheiden sich von den Eiweisskörpern dadurch, dass sie in Wasser leicht löslich und diffusibel sind, in der Siedehitze nicht gerinnen, weder durch Mineralsäuren noch durch Essigsäure + Ferrocyankalium noch durch Sättigen mit Ammonsulfat gefällt werden; nur Gerbsäure, Sublimat, Phosphorwolframsäure fällen das Pepton. Endlich sind Peptone durch eine sehr scharfe Farbenreaction ausgezeichnet: versetzt man eine Flüssigkeit, die auch nur Spuren von Peptonen enthält, mit Natronlauge und fügt tropfenweise eine sehr dünne Kupferlösung hinzu, so erhält man in der Kälte eine tiefrothe bis purpurrothe Färbung (Pepton- oder Biuretreaction), während gelöstes Eiweiss sich bei dieser Behandlung in der Kälte nur blau färbt. Ausser Syntonin und Pepton findet sich nach E. Salkowski und Kühne noch ein eigenthümlicher Eiweisskörper, Albumose (Propepton), welche in warmem Wasser klar löslich ist und die characteristische, sie von allen anderen Eiweissstoffen unterscheidende Eigenschaft zeigt, dass ihre durch wenig Salpetersäure bewirkte Fällung sich

beim Erwärmen zu einer gelben Flüssigkeit vollständig löst, um beim Erkalten wieder zu erscheinen; Salpetersäure im Ueberschuss löst die gefällte Albumose wieder auf. Mit dem Pepton theilt die Albumose die Farbenreaction auf Zusatz alkalischer Kupferlösung. Die wässerige Lösung der Albumose wird durch Sieden nicht gefällt, wohl aber durch Essigsäure und Ferrocyankalium, sowie durch Sättigen mit Ammonsulfat. In allen Stadien der Magenverdauung findet sich weit überwiegend Albumose und nur wenig Pepton. Es ergibt sich somit als das Wesentliche der Peptonisirung: die Umwandlung geronnener oder in unlöslicher Modification befindlicher Eiweisskörper in eine, in Wasser lösliche Modification. Auch die im Pflanzenreich vorkommenden Eiweisskörper unterliegen in gleicher Weise der Einwirkung des Magensaftes.

Die Eiweisspeptone scheinen bezüglich ihrer Elementarzusammensetzung mit dem Eiweiss übereinzustimmen und nach Hoppe-Seyler durch Bindung von Wasser an's Molekül, durch Hydration, analog anderen typischen Fermentationen (S. 123) zu entstehen. Die Ueberführung der Eiweisskörper in Peptone gelingt auch durch Salzsäure allein, und zwar durch Salzsäure von 0,4 pCt. bei 40—60° und mehrstündiger Digestion, ja schon durch anhaltendes Kochen mit Wasser oder Erhitzen mit Wasser unter stärkerem Druck. Die Bedeutung des Pepsinferments liegt also in einer schnellen Erzielung derjenigen Wirkung, die ohne das Ferment vieler Stunden zu ihrem Zustandekommen bedarf. Der Pepsin- und Säuregehalt muss zu einander in einem bestimmten Verhältniss stehen; ist jener im Verhältniss zu diesem zu hoch, so erweist sich die verdauende Wirksamkeit beeinträchtigt.

Ueber die Wirkung des Pepsins im Verein mit freier Salzsäure ist man zu einer bestimmten Theorie nicht gelangt. Nur so viel ist sicher, dass die Salzsäure durch andere Säuren ersetzt werden kann, so durch Schwefel- und Phosphorsäure von 0,5 pCt., durch Milchsäure von 1—2 pCt., durch Essig-, Oxal- und Weinsäure von 1—5 pCt.

Milch wird vom Magensaft zum Gerinnen gebracht, das gelöste Nucleoalbumin (S. 13), das Casein fällt im Magen gallertig aus. Man bedient sich in der Praxis der Käsebereitung mit Vortheil der Methode, in die Milch die Magenschleimhaut eines jungen Kalbes, sog. Kälberlab hineinzuhängen oder einige Tropfen des Extractes der Schleimhaut mittels Kochsalzlösung, sog. „Labsaft" hinzuzufügen. Dass es nicht die freie Säure des Magensaftes ist, welche das nur durch die Alkalisalze der Milch in Lösung gehaltene Casein gerinnen macht, geht daraus hervor, dass nach Hammarsten auch von sorgfältig neutralisirtem Magensaft die Milch schnell zum Gerinnen gebracht wird. Dieser Vorgang hat mit Fermentationen die grösste Aehnlichkeit (er wird durch mittlere Temperaturen begünstigt, erfolgt kaum, wenn man Magensaft auf 60°, sicher nicht, wenn man ihn auf 100° erhitzt hat), und man spricht deshalb von einem Labferment. 1 Th. Ferment soll 80000 Th. Casein fällen; Anwesenheit von Kalksalzen, wie in der Milch, ebenso von verdünnter

Säure, wie im Magensaft, beschleunigt die Labgerinnung. Dies Ferment zeichnet sich durch seine grosse Empfindlichkeit schon gegen ganz verdünnte Alkalien aus, durch die es zerstört wird, sodass es sich auch bei nachfolgender Neutralisirung unwirksam erweist. Kann auch die Milch durch neutralisirten Magensaft zum Gerinnen gebracht werden, so wird doch durch die gleichzeitige Anwesenheit der verdünnten Säure die Gerinnung merklich beschleunigt. Zur Auflösung und Verdauung des geronnenen Casein bedarf es der vereinten Wirkung von Pepsin und freier Säure, also eines sauren Magensaftes; aus Casein entstehen so Syntonin, Albumose „Caseose“ und Pepton (dabei wird P-haltiges Nuclein [S. 22] frei und ein Theil von dessen P als Phosphorsäure abgespalten).

Nach Hammarsten soll der Magensaft noch ein drittes Ferment enthalten, das Kohlehydrate in Milchsäure überführt (S. 123), das „Milchsäureferment“; thatsächlich wird im Mageninhalt neben HCl nicht selten auch Milchsäure angetroffen.

Nach Arthus und Pagès ist der Process der Labgerinnung analog dem der Blutgerinnung (S. 23). Wie dort, bedarf es der gleichzeitigen Anwesenheit von Casein, Labferment und löslichen Kalksalzen; fällt man letztere durch Zusatz von Natriumoxalat aus, so tritt keine Gerinnung auf, wohl aber, sobald man geringe Mengen eines löslichen Kalksalzes (Chlorcalcium) hinzufügt.

Leimgebende Substanz. Bindegewebe und Sehnen werden durch die verdünnte Säure des Magensaftes aufgelockert und zum Quellen gebracht; durch Salzsäure im Verein mit Pepsin werden sie erst nach längerer Zeit gelöst. Ist das Binde- oder Sehnengewebe zuvor gekocht und enthält somit schon Leim, dann wirkt der Magensaft schneller ein. Der Leim verliert sein Gelatinirungsvermögen (S. 115), sodass er auch in der Kälte nicht mehr erstarrt. Da die hierbei gebildeten Stoffe die Peptonreaction geben, spricht man von „Leimpeptonen“ als den Umwandlungsproducten des Leims durch Magensaft; nach Klug verhalten sich dieselben wie Albumosen „Glutosen“.

Keine Wirkung äussert natürlicher oder künstlicher Magensaft auf: Fette, Horngewebe (Epidermis, Nägel, Haare, Wolle), stärkere elastische Membranen, Cellulose und Mucin (S. 127). Elastin kann nach Etzinger bei längerer Digestion mit Magensaft gelöst werden. Von dem in Form von Fettgewebe (Speck) eingeführten Fett werden durch den Magensaft die Wandungen der Fettzellen aufgelöst, sodass nunmehr das aus den Zellen freigewordene Fett zu grösseren Tropfen zusammenfliesst. Die rothen Blutkörper werden vom Magensaft zerstört, das Haemoglobin unter braunschwarzer Verfärbung in Haematin und Globulin (S. 12) gespalten und letzteres weiterhin peptonisirt.

Einfach lösend wirkt Magensaft auf die in Wasser löslichen Kohlehydrate. Die Gummiarten können durch Behandlung mit Magensaft, ja selbst mit Magensalzsäure allein bei 40°, wie bei der Einwirkung verdünnter Säuren in der Wärme, umgewandelt

werden, wobei ein reducirender zuckerartiger Körper entsteht. Ferner löst der Magensaft Salze und vermöge seiner freien Säure phosphorsaure Erden. Kohlensaure Salze werden allmälig unter Entbindung von CO_2 zerlegt. So kann vom Magensaft die Knochenerde aufgelöst werden, welche ein Gemenge von phosphorsauren und kohlensauren Erden (hauptsächlich Kalk, in geringerer Menge Magnesia) mit kleinen Antheilen von Fluorcalcium ist. Alsdann kann die leimgebende Substanz der Knochen dem Angriff des Magensaftes unterliegen, insbesondere wenn sie durch Erhitzen mit Wasser in Leim übergeführt oder dieser Umwandlung näher gebracht ist.

Während im nüchternen Zustande nur eine dünne Schleimlage die Magenschleimhaut bedeckt, wird während der Verdauung die Schleimabscheidung gesteigert, am geringsten bei Fleischfressern, am stärksten bei Pflanzenfressern (Kaninchen, Meerschweinchen); Quelle dieser Schleimbildung ist ausschliesslich das Oberflächenepithel, dessen eiweissreiches Protoplasma der schleimigen Umwandlung unterliegt (S. 130).

Die Bildung des Magensaftes zerfällt in zwei getrennte Akte, in die Zufuhr von Rohmaterial durch das Blut zu den Secretionsstätten, wofür die lebhafte Röthung der Magenschleimhaut mit Beginn der Secretion spricht, und in die chemische Umwandlung eines Theiles desselben zu den specifischen Magensaftbestandtheilen durch die Drüsenzellen. Nach Heidenhain zeigen die Hauptzellen während der einzelnen Verdauungsperioden ein anderes Aussehen als im nüchternen Zustand. Beim hungernden Thiere überwiegen die hellen Hauptzellen bei weitem über die körnigen Belegzellen an Zahl; sobald die Magenverdauung in Gang kommt, nehmen die Belegzellen an Menge zu und umgekehrt die Hauptzellen an Menge ab. Hieraus ergibt sich der Schluss, dass die grossen körnigen Belegzellen bei der Verdauung aus den hellen Hauptzellen sich bilden, dass aber im Hungerzustand diese Umwandlung kaum statthat. Auch in den Pylorusdrüsen, deren Epithel den Hauptzellen ähnlich ist, welche aber keine Belegzellen enthalten, wird Pepsin bereitet. In die Belegzellen verlegt Heidenhain die Säurebildung. An mehreren Hunden gelang es ihm, bald den Fundustheil, bald den Pylorustheil vom Magen abzutrennen und als einen vom übrigen Magen isolirten Blindsack in die Bauchwunde einzuheilen. Der Fundusblindsack secernirte dann einen, Pepsin und freie Säure (bis zu 0,5 pCt. HCl) enthaltenden Saft, der Pylorusblindsack einen zähen alkalischen Saft, der nach Zusatz von 0,1 proc. HCl Fibrin schnell verdaute, also pepsinhaltig ist. Da nun die Fundusdrüsen Haupt- und Belegzellen, die Pylorusdrüsen nur Hauptzellen enthalten, können nach Heidenhain die Hauptzellen nur Pepsinbildner, die Belegzellen nur Säurebildner sein. Schon die Thatsache, dass aus dem alkalischen Blut ein saures Secret gebildet wird, spricht für die specifische Thätigkeit der Drüsenzellen. Brücke hat constatirt, dass die saure Reaction auf die Oberfläche der Labdrüsen beschränkt ist; der untere Abschnitt der Schleimhaut zeigt stets neutrale bis alkalische Reaction. Es muss also die in den Drüsenzellen aus dem Kochsalz des Blutes gebildete Salzsäure in dem Maasse, als sie entsteht, alsbald aus den Drüsen ausgestossen werden. Nach Schiff, Grützner u. A. werden in den Drüsenzellen nur die Vorstufen der Fermente, das sog. Pepsinogen (Propepsin) und Labzymo-

gen gebildet, welche an sich unwirksam sind und aus denen erst durch die Magensalzsäure die wirksamen Fermente abgespalten werden.

Warum verdaut sich der Magen nicht selbst, obwohl doch seine Substanz hauptsächlich aus Eiweiss- und Leimstoffen besteht? Dass das lebende Gewebe an sich nicht vor dem Angriff durch den Magensaft schützt, geht nach Cl. Bernard daraus hervor, dass die Schenkel eines lebenden Frosches oder die Ohrlöffel eines lebenden Kaninchens, in die Magenfistel eines Hundes eingeführt, der Auflösung anheimfallen. Mit Pavy und Virchow sucht man den Schutz gegen die Selbstverdauung darin, dass die Alkalescenz des ständig zuströmenden Blutes die Säure des Magensaftes abstumpfe und ihm so die Verdauungskraft raube, daher findet man auch nach Unterbindung oder nach Verstopfung der Magengefässe eine Verdauung, eine „Erweichung" des Magens. Nach dem Tode, wo die Zufuhr alkalischer Säfte sistirt ist, tritt daher, begünstigt durch die hohe Temperatur, ergiebige Selbstverdauung der Magenwand ein, die nicht selten zur Berstung derselben und zur consecutiven Anätzung der benachbarten Gebilde: Leber, Milz, selbst Zwerchfell durch den direkt austretenden oder nur diffundirenden sauren Mageninhalt führt.

Ist der Magensaft für die Verdauung unentbehrlich? Nachdem ein Hund, dem Czerny den Magen operativ fast vollständig ausgerottet hatte, sodass die Cardia ziemlich direkt in den Pylorus überging, 5 Jahre lang bei bestem Befinden geblieben war, stellten C. Ludwig und Ogata an Hunden, denen sie eine Pylorusfistel anlegten und die Nahrung direkt in das Duodenum einführten, fest, dass bei geeigneter Auswahl der Nahrung der Magen für die Verdauung nicht unumgänglich nothwendig ist, ergiessen sich ja auch noch in den Darm, wie wir sehen werden, Verdauungssäfte, die zur Ueberführung des Eiweiss (der Kohlehydrate und Fette) in geeignete Form befähigt sind.

Neuerdings wird auch der durch HCl bedingten gährungswidrigen (antiseptischen) Wirkung des Magensaftes grosse Bedeutung beigelegt. In der That wird schon durch 0,1 proc. HCl die Fäulniss von Fleisch u. A. verzögert und durch 0,3 proc. HCl verhindert. Dementsprechend findet man in der Norm, ungeachtet der mit der Nahrung in den Magen gelangenden zahlreichen kleinsten Lebewesen, nur wenig von abnormen Gährungserscheinungen, die bei Abnahme des HCl-Gehaltes in Krankheiten einen hohen Grad erreichen können (Milchsäure-, Buttersäure-, Essiggährung). Indess ist diese Fähigkeit des Magensaftes nur eine relative; fast jeder normale Mageninhalt enthält, besonders bei Kohlehydratnahrung, etwas Milchsäure.

Verdauungsvorgänge und Bewegungen des Magens des Menschen und der Carnivoren. Sind die verschlungenen, nur grob zertheilten Fleischstücke in den Magen gelangt, so beginnt in dem Maasse, als die Anfüllung des Magens zunimmt, der nunmehr lebhaft geröthete Magen saures Secret auf die Oberfläche seiner Schleimhaut zu ergiessen. Zugleich beginnt der im nüch-

ternen Zustand träge Magen sich infolge des Reizes seitens der Speisetheile und wohl auch des sauren Magensaftes zu bewegen; nach den Beobachtungen von E. Schütz erfolgen allseitige Contractionen der Ringmuskulatur sowie von der Cardia nach dem Pylorus fortschreitende verticale Einschnürungen, dann wird der Pylorustheil durch Contraction des Sphincter verschlossen und durch Contraction der Längsmuskeln verkürzt. Bei Nahrungsaufnahme strebt der an der Cardia und an der Leberpforte fixirte Magen des Hundes sich nach allen Richtungen hin auszudehnen, kann dies aber wegen des Widerstandes der Leber und der Rippen mit Erfolg nur becken- und ventralwärts thun; es kommt infolge dessen wohl zu einer Verschiebung seiner Flächen und Curvaturen, ohne dass aber, wie Baum ausführt, von einer eigentlichen Drehung des Magens die Rede sein könnte. Die Contractionen der Magenmusculatur haben zur Folge, dass der Mageninhalt von der Cardia längs der grossen Curvatur zum verschlossenen Pylorus und von dort entlang der kleinen Curvatur fortbewegt wird und gleichzeitig eine möglichst ausgiebige Durchmischung des Speisebreies stattfindet, indem successive andere Speisetheile mit der von Magensaft bespülten Oberfläche in Berührung kommen. Unter der Einwirkung des Magensaftes werden nun die Speisetheile von der Oberfläche her allmälig verflüssigt, ihr Eiweiss in Acidalbuminat, Albumose und Pepton, ihr Bindegewebe besonders, wenn es durch vorheriges Kochen in Leim verwandelt ist, in Leimpeptone übergeführt u. s. w. Die Magenverdauung beginnt alsbald nach dem Eintritt der Speisen in den Magen, erreicht um die 2. Stunde danach ihr Maximum und nimmt weiterhin ab. Von Zeit zu Zeit öffnet sich der Pylorus vorübergehend, um einen Theil vom Mageninhalt in den Dünndarm übertreten zu lassen. Bei einem Knaben mit Magenfistel beobachtete H. Quincke eine ziemlich grosse Beweglichkeit des Pylorus; bei stärkerer Magenfüllung erschien er weiter und seine Bewegungen häufiger. Bei einer Frau, welche infolge einer Verletzung eine Fistel des Zwölffingerdarms hatte, sah Busch die ersten Antheile der Nahrung schon nach 15 bis 30 Minuten zur Fistelöffnung austreten; in einem analogen Fall von Kühne erfolgte schon 10 Minuten nach der Mahlzeit der Austritt ungeronnener, aber noch gerinnbarer Milch und kleiner Fleischstückchen. Der Rest unterliegt weiter der Einwirkung des Magensaftes, bis dann schliesslich 3—6 Stunden nach der Mahlzeit eine mächtige Entleerung in den Dünndarm erfolgt. Dieser erweichte oder verflüssigte Brei, der noch feste Theile enthält, nämlich von denjenigen Substanzen herrührend, welche vom Magensaft wenig oder schlecht angegriffen werden, so das ungekochte Bindegewebe, das Gewebe der Sehnen und Gefässe u. A. oder selbst Reste von Fleischstücken, welche während ihres Aufenthalts im Magen noch nicht gelöst sind, heisst: Chymus und der Process der Verflüssigung im Magen: Chymification.

Untersucht man den Mageninhalt nach Fleischfütterung mikroskopisch,

so sieht man das zwischen den Muskelfasern befindliche Bindegewebe unter der Einwirkung der Salzsäure aufgequollen; die Muskelfaser zerfällt der Quere nach in die Muskelscheiben, Bowman's discs. Das Fett des Fleisches schwimmt nach Auflösung der dasselbe umschliessenden Zellwandungen in grösseren Tropfen auf dem flüssigen Mageninhalt. Wird Fleisch küchengerecht behandelt, gekocht oder gebraten, sodass dadurch das Bindegewebe gelockert und in Leim übergeführt wird, so erfolgt die Auflösung durch den Magensaft schneller, am schnellsten, wofern es weich gebraten ist. Um rohes Fleisch verdaulich zu machen, muss man es in möglichst grosser Oberfläche dem Magensaft darbieten, d. h. fein zertheilt als gehacktes oder gewiegtes Fleisch. — Im Mageninhalte auch gesunder Menschen und Thiere findet sich häufig ein unschädlicher pflanzlicher Parasit, die Sarcina ventriculi, zuerst von Goodsir gefunden, aus cubischen Zellen bestehend, zumeist in Haufen von 8, 16 u. s. f., die regelmässig in Päckchen neben-, über- und untereinander angeordnet sind.

Wird ein Carnivore mit Milch gefüttert, so gerinnt zunächst das Casein gallertig, um dann allmälig zu Albumosen und Peptonen gelöst zu werden. Die vom Caseingerinnsel eingeschlossenen Fettkügelchen fliessen dann zu grossen Fetttropfen zusammen. Giebt man einem Hunde Knochen, so sieht man, wenn diese zerbissen oder zerkaut worden sind, kleine Knochenstückchen zum Theil verflüssigt im Mageninhalt. Durch die Säure wird die erdige Grundlage des Knochens von der Oberfläche her angegriffen und der freigelegte Knochenknorpel allmälig langsam gelöst; die Knochenstücke erscheinen daher an der Oberfläche wie zernagt.

Magengase. Ausser dem theils breiigen, theils flüssigen Inhalt finden sich im Magen constant geringe Mengen von Gasen, von der mit dem Speichel verschluckten Luft und von der durch die Magensäure aus dem Speichel ausgetriebenen CO_2 herrührend, manchmal durch die, mit Gasentwickelung verbundene Gährung der Speisen im Magen zum Theil verändert. Nach Fleischkost fand Planer im Hundemagen: 67 pCt. N, 6 pCt. O und 27 pCt. CO_2, nach längerer Fütterung mit Hülsenfrüchten nur Spuren von O. Die freie Säure des Magensaftes hemmt die mit Entwickelung von Wasserstoff verbundene Buttersäuregährung der Kohlehydrate, die jedesmal zu Stande kommt, sobald es an freier Säure fehlt (S. 140, 148).

Kann das Speichelferment im Magen nachwirken? Bei den Omnivoren, welche, wie der Mensch und der Affe, einen diastatisch wirksamen Speichel haben, könnte man zwei Zeiten der Magenverdauung unterscheiden: eine erste jedenfalls nur sehr kurz dauernde, in welcher der heruntergeschluckte Speichel seine Wirkung auf das gequollene Amylum noch auszuüben vermag, und ein zweites Stadium der Peptonisirung, während des letzteren ist die Einwirkung der Speicheldiastase auf den Stärkekleister durch die nunmehr stark saure Reaction des Magensaftes und -Inhaltes aufgehoben. Beim Menschen verläuft die Verdauung von Fleisch, Brod und gekochten Kartoffeln, soweit darüber gelegentliche Beobachtungen und Erfahrungen an spontan entstandenen oder zum Zweck der Ernährung bei unwegsamer Speiseröhre künstlich angelegten Magenfisteln vorliegen, ganz analog, wie dies bei den Carni-

voren erörtert worden ist. Im Mittel einer Reihe von Bestimmungen an Magenfisteln oder an dem ausgepumpten Mageninhalt beim Menschen enthält der Magensaft 0,1—0,3 pCt. HCl, und zwar nimmt, ähnlich wie beim Hunde, der Säuregrad mit der Dauer der Verdauung zu, sodass er nach 1 Stunde fast 3mal so gross ist, als einige Zeit nach Beginn der Secretion. Gelangt im Verlaufe der Verdauung der Säuregrad des Magensaftes auf etwa $^1/_2$—$^3/_4$ per Mille, was beim Menschen in der Regel schon $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde nach der Nahrungsaufnahme der Fall ist, so findet eine weitere Einwirkung der Speicheldiastase auf gequollene Stärke nicht mehr statt. Bei reiner Fleischnahrung findet sich beim Menschen im Mageninhalt nur Salzsäure, bei gemischter Kost neben Salzsäure auch Milchsäure und flüchtige Säuren (Essigsäure, Buttersäure) in Spuren.

Unter den Omnivoren ist das Schwein dadurch bemerkenswerth, dass sein Magen aus zwei ungleich grossen Abtheilungen (der rechte und der linke Sack) besteht, welche von einander durch eine Einfurchung der Magenwand getrennt sind. An der Schlundöffnung findet sich eine Schleimhautduplicatur in Form einer halbmondförmigen Klappe, die etwa ein Drittel des Lumens verschliesst. Die Schlundpartie (Regio oesophagea) zeigt rein cutanen Charakter: einen Papillarkörper und geschichtetes Plattenepithel. Der an der Cardia befindliche linke Blindsack (primärer Cardiasack) hat noch einen kleinen rundlichen Anhang (secundärer Cardiasack); nur die Schlundpartie (Regio oesophagea) ist von Drüsen frei. Im rechten Sack liegen, nach Ellenberger, die eigentlichen Fundusdrüsen, deren Lumen stets von Hauptzellen begrenzt ist, während die Belegzellen ausserhalb jener liegen, sodass dadurch der Drüsenschlauch mit mehr oder weniger kugeligen Ausbuchtungen versehen ist, welche mit enger Oeffnung in das Hauptrohr einmünden; die Pylorusdrüsen enthalten nur Hauptzellen. Am reichsten an Säure, Ferment und Mucin ist die eigentliche Belegzellenregion.

Der Magen der Einhufer (Pferd, Esel) nimmt unter allen Herbivoren eine Ausnahmestellung ein. Während der Magen eines kleinen Hundes 1—2 Liter, der eines sehr grossen Hundes 4 bis 6 Liter und darüber fassen kann, finden wir beim Pferde, obwohl einem der grössten Pflanzenfresser, einen einfachen Magen, der nur zwischen 10 und 18 Liter Inhalt fasst. Der wirkliche Drüsenmagen beim Pferde besteht nur aus der rechten Magenhälfte. Die linke Magenhälfte, der Schlundsack, hat keine Drüsen, sondern nur derbe Zotten, welche von geschichtetem Pflasterepithel überzogen sind, daher dieser Theil des Magens ein weisses sehnig glänzendes Aussehen, wie die innere Fläche der Speiseröhre hat. Die linke Magenhälfte beim Pferde ist gewissermassen ein Vormagen, die rechte der eigentliche, d. h. Pepsin und Salzsäure secernirende Labmagen. Die Säure besteht nach Ellenberger und Hofmeister hauptsächlich aus Salzsäure (0,05—0,2 pCt.) und Spuren von Milchsäure. So lange der Säuregehalt 0,07 pCt. nicht überschreitet, kann die Speicheldiastase, in Verein mit dem von

jenen Autoren in Körnerfrüchten (Hafer) gefundenen diastatischen Ferment, ihre Nachwirkung üben, sodass günstigen Falls $^2/_5$ der eingeführten Stärke in Zucker umgesetzt werden. Erst dann beginnt die Pepsinverdauung und erreicht nach 3—6 Stunden ihren Höhepunkt. Ferner besteht ein Unterschied zwischen den Carnivoren und den Einhufern in Bezug auf die Insertion der Speiseröhre und den Abgang des Pylorus. Beim Pferd liegen beide dicht neben einander etwa in der Mitte des Magens. Auch ist der Pylorus des Pferdes nur locker geschlossen, die peristaltischen Bewegungen des Magens führen von Zeit zu Zeit einen Theil des Inhaltes heraus; nach 6—14 Stunden wird der gesammte Mageninhalt ausgestossen.

Wegen seiner geringen Capacität kann der Magen des Pferdes das ganze Futter einer Mahlzeit nicht fassen. $2^1/_2$ Kgrm. Heu, die Menge, die in der Regel als eine Ration gefüttert wird, werden in der Maulhöhle mit dem Vierfachen (S. 129), also mit 10 Kgrm. Speichel versetzt. Das Volumen beider füllt schon, ohne dass Tränkwasser gereicht wird, den Magen des Pferdes mehr als aus: es muss also schon während der Mahlzeit der zuerst in den Magen hinuntergelangte Futterantheil von dem zuletzt nachrückenden Futter nach dem Dünndarm verdrängt werden. Es hat deshalb die Darreichung eines concentrirten Futtermittels, wie Hafer, den Vortheil, dass, da das Volumen einer Futterration geringer ist (1 Kgrm.) und auch nur die gleiche Speichelmenge hinzugegeben wird, der Speisebrei eine längere Zeit im Magen verweilen und einer tiefer greifenden Einwirkung seitens des Magensaftes unterliegen kann. Der kürzere Aufenthalt des Futters im Magen ist höchst wahrscheinlich der Grund, weshalb Pferde Fleisch schlecht verdauen. Werden Fleischstücke von Pferden fein zerkaut, so reicht selbst die kurze Zeit ihres Aufenthaltes im Magen aus, um den grössten Theil des Fleisches zu chymificiren; die Steppenpferde sind ja auch häufig auf Fleischnahrung angewiesen.

Bei den kleinen Herbivoren, Kaninchen und Meerschweinchen, sind die Magenbewegungen so träge, dass der Inhalt sehr lange Zeit im Magen stagnirt. Ferner geht bei sämmtlichen Herbivoren, insbesondere auch beim Pferd, die Speiseröhre scharf abgeschnitten in den Magen über und gerade der cardiale Theil ist durch seinen Sphincter fest geschlossen. Dagegen geht der Magen trichterförmig in den Pylorus über, der ziemlich dicht neben der Cardia liegt. Bei den Carnivoren geht dagegen die Speiseröhre mit einer allmäligen Erweiterung in den Magen über, sodass, von der Magenhöhle aus betrachtet, die Speiseröhre einen Trichter bildet. Der cardiale Sphincter schliesst nur locker, der von der Cardia weit entfernt gelegene Pylorus dagegen geht ziemlich scharf abgeschnittten in das Duodenum über, der Sphincter pylori schliesst ausserordentlich fest. Im Zusammenhang mit diesen Verschiedenheiten am cardialen und Pylorustheil steht es, dass die Herbivoren, z. B. die Einhufer (Pferd, Esel), ausserordentlich schwer, das Schwein nur mit grosser Anstrengung, die Nagethiere (Kaninchen,

Hase, Meerschweinchen, Maus) überhaupt nicht erbrechen, während die Carnivoren leicht und der Mensch ziemlich leicht erbricht.

Als Erbrechen bezeichnet man diejenige abnorme Bewegung des Magens, durch welche dessen Inhalt unter Eröffnung der Cardia in die Speiseröhre hinaufgeworfen und von dort nach aussen entleert wird. Brechbewegungen können auf verschiedene Weise veranlasst werden: durch Ueberfüllung des Magens, durch Reizung der Schleimhaut des Darmtractus im ganzen Verlaufe von der Mundhöhle bis zum Dickdarm, durch Reizung des Tractus urogenitalis, vom Gehirn aus (es sind dies sämmtlich Einflüsse, welche vom Centralnervensystem aus wirken, wie wir später erkennen werden), endlich durch Einführung gewisser Stoffe in den Magen oder in's Blut, welche wegen dieser ihrer Wirkung „Brechmittel" genannt werden, so Brechweinstein, Brechwurzel, Kupfer- und Zinksulphat u. A. m. Das Erbrechen kommt dadurch zu Stande, dass durch die Wirkung der Bauchpresse, d. h. die gemeinschaftliche und gleichzeitige energische Zusammenziehung des Zwerchfells und der Bauchmuskeln (S. 103), der Inhalt der Bauchhöhle zusammengedrückt wird. Ferner zieht sich der Magen selbst zusammen, wodurch einmal der Druck auf den Inhalt verstärkt, sodann, was besonders wichtig, der Pylorus fest verschlossen wird; ausserdem wird, nach Schiff, durch Contraction der Längsfasern des Magens die Cardia activ erweitert. Die Betheiligung der Magenmusculatur beim Erbrechen ergibt die Betastung des Magens eines erbrechenden Hundes mittels des durch eine angelegte Oeffnung der Bauchwand eingeführten Fingers, ferner die Erfahrung, dass nach Durchschneiden der Nerven, welche zu der Magenmusculatur treten, der Nn. vagi, Erbrechen nur unvollkommen erfolgt.

Beim Pferd liegen nun Pylorus und Cardia resp. Oesophagus so dicht bei einander, dass der Druck seitens der Bauchpresse und der Magenwand auf beide gleich wirkt. Da nun der Pylorus nur locker, der Cardialtheil aber vermöge der eigenthümlichen Sphincterenbildung, sowie der bei der Contraction des Magens sich daselbst bildenden Schleimhautduplicatur sehr fest geschlossen ist, da endlich der Magen der Bauchwand nicht anliegt, so wird der Druck auf den Mageninhalt zur Folge haben, dass derselbe durch den Pylorus in das Duodenum hineingepresst und so eine Entleerung von Darminhalt resp. Koth, eine Dejection bewirkt wird, dagegen keine Entleerung nach oben, kein Erbrechen. Die angeführten Momente machen es auch begreiflich, dass beim Pferde Erbrechen möglich wird, sobald eine Ruptur der Magenmuscularis eingetreten ist.

Bei den Carnivoren dagegen und beim Menschen, bei denen der Magen trichterförmig in die Cardia übergeht, der Cardialtheil nur locker, der von der Cardia entfernte Pylorus fest geschlossen ist, muss der allseitige Druck der Bauchpresse eine Entleerung des Mageninhaltes nach oben, Erbrechen, und da der Darminhalt infolge des Verschlusses am Pylorus nicht nach oben ausweichen kann, auch meist eine Entleerung nach unten, eine Dejection zur Folge haben. Je grösser der Blindsack des Magens ist, um so schwerer wird dessen Inhalt durch Erbrechen entleert; deshalb erbrechen kleine Kinder, an deren Magen kaum noch ein Fundus entwickelt ist, viel leichter, als Erwachsene. Ist unter der Wirkung der Bauchpresse „des Brechstosses" ein Theil des Mageninhaltes durch die geöffnete Cardia in die Speiseröhre hineingeworfen, so contrahirt sich letztere gleichzeitig in ihrer ganzen Länge, sodass der Mageninhalt

im kräftigen Strahl zur Mundhöhle herausgeschleudert wird. In der Zwischenzeit contrahiren sich die Gaumenbögen und das Gaumensegel und schliessen den Zugang zu den Choanen ab, der Kehldeckel legt sich auf den Kehlkopf, die Stimmritze wird geschlossen, es folgen also dieselben Bewegungen, wie beim Schling- und Schluckakt (S. 132), nur in umgekehrter Reihenfolge. Dem Brechstoss schliessen sich zumeist wellenförmige „antiperistaltische“ Zusammenziehungen der Speiseröhre an.

Erst wenn man beim Pferde die Cardia und beide Spiraltouren der Speiseröhrenmusculatur (S. 133) durchschnitten und damit den Verschluss der Cardia aufgehoben hat, tritt Erbrechen ein, aber zugleich mit Entleerung durch den stets locker geschlossenen Pylorus. Kommt es daher beim Pferde zum Erbrechen, so ist der vereinigte Druck der Bauchpresse und der Magenmuskulatur selbst meist so heftig, dass der Magen zerreisst.

Als die verwickeltste Magenanlage stellt sich der **Magen der Wiederkäuer**: Rind, Kalb, Hammel, Schaf, Ziege, Lama, Hirsch, Reh, Gemse, Elenthiere, Kameel, Dromedar, Giraffe, Antilope u. A. dar. Der Wiederkäuermagen, das grösste Organ des Körpers, besteht aus 4 gesonderten, aber mit einander in Verbindung stehenden Theilen: der Pansen (Rumen), die Haube oder der Netzmagen (Reticulum), der Psalter (Omasus) und der Labmagen (Abomasus). Nur der letztere besitzt Drüsen, ist also dem Drüsenmagen der Carnivoren, Omnivoren und der Einhufer vergleichbar.

Der Pansen ist die geräumigste Abtheilung; beim Rind soll er rund 100 Liter fassen; beim Schaf hat er nach Ellenberger eine Capacität von nur 4 Liter.

Der Pansen steht durch eine grosse, weite Oeffnung mit dem zweiten Magen, der Haube, in Verbindung. Die Capacität der Haube ist selbst beim Rind nur auf 2 Liter zu veranschlagen und beträgt beim Schaf nur $^1/_5$ Liter. Ihre Musculatur ist mächtiger, als die des Pansens; es finden sich hier auch rothe quergestreifte Muskelfasern.

Die Haube hat drei Oeffnungen: eine grosse gegen den Pansen, eine zweite enge Oeffnung führt in den Psalter. Letztere, an der sich auch ein Sphincter findet, ist verengt durch zottige Gebilde, grosse mit breiter Basis aufsitzende hornige Papillen, welche gewissermaassen ein Gitterwerk vorstellen für das, was von der Haube in den Psalter eintreten soll. Die dritte Oeffnung ist eine zweite Einmündung der Speiseröhre, welche gleichzeitig in die am oberen Ende des Pansens zu seiner Rechten gelegene Haube mündet. Der Psalter bleibt in seiner Capacität erheblich hinter dem Pansen zurück, hat auch eine dünnere Wandung als dieser. Die eine enge Oeffnung des Psalters führt zur Haube, die zweite in den Labmagen.

Im Labmagen findet sich in seiner ganzen Ausdehnung eine sammetartige, feuchte Schleimhaut, welche die Drüsen, Schleim- und Labdrüsen, dicht gedrängt trägt und mit Cylinderepithel ausgekleidet ist.

Die Schleimhaut des Pansens besteht aus einer sehr dicken elastischen Bindegewebsgrundlage mit groben derben Papillen von 3—9 Mm. Höhe, überzogen von einem stark geschichteten Pflasterepithel, sodass sie so gut wie verhornt ist. Am vorderen und hinteren Pfeiler findet sich eine beträchtliche Verdickung der glatten Muskeln. Die Pfeiler springen auch in's Lumen vor und scheiden dadurch den Sack des Pansens in eine rechte und linke Hälfte.

Beim Rind verläuft die rothe Musculatur durch die ganze Speiseröhre und strahlt von da auf die Haubenwand aus; die Haube kann sich daher kräftiger und schneller zusammenziehen als der Pansen. Die bindegewebige Grundlage der Haubenschleimhaut ist ebenso derb, wie die des Pansens, auf ihrer Oberfläche trägt sie 1—$1\frac{1}{2}$ Ctm. hohe Falten, welche, mit einander communicirend, polyedrische Räume, mehrere Hunderte von Zellräumen, gleichsam Taschen bilden; diese stellen, da ihre Scheidewände Muskelfasern enthalten, contractile Räume dar. Papillen, aber viel feiner und kleiner, als im Pansen, stehen hier recht dicht, ebenso ist das Epithel geschichtetes Pflasterepithel, nur weniger derb als im Pansen.

Die Schleimhaut des Psalters trägt dünne Duplicaturen, welche in's Lumen weit hervorragen, die sog. Blätter; sie ist drüsenfrei, mit kleinen knopfförmigen Papillen besetzt und mit einem geschichteten Pflasterepithel überzogen. Nach Ellenberger enthält die Psalterwand eine aus glatten Muskelfasern bestehende starke Längs- und Kreisfaserschicht. Die letztere setzt sich in die Blätter fort, die Centralmusculatur derselben bildend, die Seitenmusculatur der Blätter wird von Fortsetzungen der Muscularis mucosae hergestellt. Beim Kameel sind die Blätter eben nur als kleine Längsfalten angedeutet.

Das untere Ende der Speiseröhre mündet direct in den Pansen, seitlich tritt aber von ihr eine Hohlrinne ab, die Schlundrinne, vergleichbar einer Röhre, welche ihrer ganzen Länge nach aufgeschlitzt ist, sodass dadurch zwei Lippen gebildet werden. Die Schlundrinne läuft vertikal von oben nach unten an der rechten Wand der Haube; sie ist daher, wie Ellenberger ausführt, nicht nach unten offen. Von der Einmündung der Schlundrinne in den Psalter bis zur nahen Psalterlabmagenöffnung verläuft eine seichtere Rinne. Beim Schaf und Rind führt sie in ihrem Verlauf eine Drehung von 180° aus; anfangs ist sie nach hinten offen, am Ende vor der Psaltermündung ist sie nach vorn offen; so wird die anfangs linke Lippe zur rechten, die rechte zur linken und die Rinne nach vorn offen. Flüssigkeiten und dünnbreiiges Futter werden durch die Rinne direkt in den 3. und 4. Magen geleitet, sodass diese dem Akte des Wiederkauens entgehen. Die festen, zerkauten und eingespeichelten Futtermassen werden, sobald sie eine gewisse Consistenz besitzen, vermöge der Schwere durch die gerade absteigende Speiseröhre in den Pansen hinuntergleiten. Je zäher die breiige Flüssigkeit ist, welche die Schlundrinne hinuntergleitet, desto grösser ist die Adhäsion und desto grösser die Menge, welche bis zur Psalterhaubenöffnung und durch die seichtere Fortsetzung, die Psalterrinne, bis zum Labmagen gelangen kann. Das Dromedar und Lama haben nur eine Lippe in der Schlundrinne, beim Kameel

ist eine Lippe erheblich schwächlicher, als die andere. Die festen Futtermassen dagegen fallen ohne Weiteres durch die Speiseröhre in den Pansen.

Verdauung im Pansen. Das Rind speichelt beim Wiederkauen viel reichlicher als beim Kauen. Es nimmt pro Tag etwa 15 Kgrm. Heu auf und gibt dazu das vierfache (S. 129), also 60 Kgrm. Speichel, ausserdem braucht es 15—25 Liter Trinkwasser, so dass ziemlich 100 Kgrm. pro Tag in seinen Magen gelangen. Diese kann aber in der Regel der Pansen allein fassen. Im Pansen findet man alkalische, neutrale oder schwach saure Reaction des Inhaltes; die Alkalescenz des verschluckten Speichels kann einmal durch das Pflanzenfutter, dessen wässeriger Auszug meist neutral bis schwach sauer reagirt, sodann durch alsbald zu besprechende Gährungsprocesse, die mit Bildung von Säuren einhergehen, überboten werden. Je mehr sich die Futtermassen mit Wasser imbibiren, desto mehr sinken sie im Pansen herunter, darüber sammelt sich der flüssige Inhalt an und kann, sobald er bis in das Niveau der Psalterhaubenöffnung gelangt, in die Haube überfliessen. Am Pansen sieht man stets wurmförmige Bewegungen ablaufen, besonders mächtig da, wo die Pfeiler sich befinden; dadurch wird der gesammte Inhalt möglichst durch einander gerührt.

Durch den reichlichen Wassergehalt und die hohe Temperatur begünstigt, unterliegen die Futtermassen im Pansen zunächst der Maceration, sie werden durchweicht, gelockert und diejenigen Stoffe extrahirt, welche durch Wasser in Lösung übergeführt werden. Bei denjenigen Wiederkäuern, welche, wie Rind und Schaf, einen diastatisch wirksamen Speichel haben, kann auch eine Umwandlung der Stärke in Zucker erfolgen. Nun werden aber mit den Futterstoffen reichlich kleinste Organismen aus der Luft eingeführt, Hefezellen, Fäulnisskeime etc., welche im Pansen den geeigneten Boden zu Anregung der ihnen specifischen Fermentationen und chemischen Umsetzungen finden. In der That trifft man im Pansen eine grosse Zahl von Fäulnissorganismen und Infusorien an, die sich nur im Pansen aufhalten. Von fermentativen Processen begegnet man im Pansen der Alcoholgährung, der das Dextrin und der Zucker unterliegt (S. 121), ferner die Milchsäure- und Buttersäuregährung der Kohlehydrate. Bei der Milchsäuregährung zerfällt Zucker glatt in Milchsäure

$$\underset{\text{Zucker}}{C_6H_{12}O_6} = \underset{\text{Milchsäure}}{2(C_3H_6O_3)}.$$

Daher findet man die Reaction des Panseninhaltes nur selten alkalisch bis neutral, zumeist infolge von Milchsäurebildung sauer. Bei der Buttersäuregährung

$$\underset{\text{Zucker}}{C_6H_{12}O_6} = \underset{\text{Milchsäure}}{2(C_3H_6O_3)} = \underset{\text{Buttersäure}}{C_4H_8O_2} + \underset{\text{Kohlensäure}}{2CO_2} + \underset{\text{Wasserstoff}}{4H}$$

entbindet sich daneben Kohlensäure- und Wasserstoffgas. Ferner kommt es im Psalter zu einer mässigen Eiweissfäulniss, die sich durch Bildung von Schwefelwasserstoff und nach Tappeiner durch Bildung von Phenol kundgiebt. Nach demselben Autor besteht fast $1/3$ der Gase des Pansens aus Grubengas (CH_4), der Cellulosegährung entstammend. Entsprechend diesen kräftigen Umsetzungen herrscht im Pansen eine hohe Temperatur, die 40° C. erreichen kann.

Der Zusammenhang von Pansen und Haube durch eine faustgrosse Oeffnung ermöglicht einen Austausch ihres Inhaltes gegen

einander. In der Haube findet man nur Flüssigkeit und ganz breiige Massen, die Haube ist also gewissermassen ein Reservoir für Flüssigkeit. Die aus dem Pansen übergeflossene Flüssigkeit wird, da die Haube ausserordentlich contractil ist, bei der nächsten Zusammenziehung der Haube wieder in den Pansen zurückgeworfen.

Rejection und Wiederkauen. Von Zeit zu Zeit, 20 bis 70 Minuten nach Beendigung der Futteraufnahme, wird ein Theil des Mageninhaltes beim Wiederkäuer in die Mundhöhle zurückgeführt; dieser Vorgang heisst Rejection. Wie beim Brechakt (S. 145), wirken Zwerchfell, Bauchmuskeln, sowie die Muskulatur des Pansens und der Haube zusammen. Vor jedem Aufsteigen eines Bissens beobachtet man ein tiefes Einathmen, dem ein kurzes Anhalten des Athems folgt; darauf tritt eine kräftige Contraction (Einziehung) der Bauchmuskeln ein und man bemerkt gleichzeitig, während das Thier Hals und Kopf leicht streckt, an der linken Halsseite das Aufwärtssteigen des Bissens und den Beginn der Kaubewegungen. Die Thatsache, dass beim Wiederkäuer nur ein Bissen (Rejectionsbissen) in den Schlund gelangt, während beim Erbrechen grosse Massen ausgeworfen werden, findet darin ihre Erklärung, dass der Magentrichter (der Theil, in den die Speiseröhre trichterförmig einmündet), durch die in denselben eingetretenen Speisemassen gereizt, einen Theil des vorgeschobenen Panseninhalts abkneift, während das übrige in den weiterhin erschlaffenden Pansen zurückfällt. Bei der Rejection spielt die Schlundrinne keine Rolle, man kann sie am lebenden Thiere von einer Oeffnung der Bauchwand aus zunähen, die Rejection findet gleichwohl statt. Sobald der Mageninhalt in die Speiseröhre übergeführt ist, wird er durch antiperistaltische Bewegung der Speiseröhremuskeln in die Maulhöhle hinaufgeworfen. Ebenso wie beim Brechakt wird durch Zusammenziehung der Muskeln des Zäpfchens und der Gaumenbögen dem Bissen die Passage nach den Choanen und durch den Kehldeckel resp. Stimmritzenschluss nach dem Kehlkopf verlegt. Das Hinaufwerfen in die Maulhöhle erfolgt mit solcher Geschwindigkeit und Kraft, dass bei gewaltsam geöffnetem Maul des Thieres der Bissen zum Maul hinausfliegt und aufgefangen werden kann. So hat Colin festgestellt, dass jeder einzelne rejicirte Bissen 100 bis 120 Grm. wiegt, und zwar besteht er zumeist aus Flüssigkeit mit darin aufgeschwemmten festen Theilen. Bei geschlossenem Maul gelangt der Bissen gleich zwischen die Mahlzähne, das Thier fängt zu kauen an „Wiederkauen“. Der überschüssige flüssige Antheil des Bissens gleitet wieder die Speiseröhre hinunter, daher man an der linken Halsseite auf jede antiperistaltische Welle eine peristaltische Welle folgen sieht.

Beim Wiederkauen wird ausserordentlich fein gekaut und dazu erfolgt eine reichliche Einspeichelung, wobei in erster Linie die Parotiden betheiligt sind. Gekaut wird verhältnissmässig lange und zwar ein jeder Bissen in ca. 50 Secunden, noch länger, wenn

der Bissen trockner ist. Das Kauen geht einseitig vor sich, wobei die kauende Seite häufig gewechselt wird. Alsdann wird wieder durch löffelförmiges Anlegen der Zunge gegen den harten Gaumen ein Bissen formirt, der in den Magen befördert wird, so wie es beim Schlingakt beschrieben worden ist (S. 131).

Der wiedergekaute Bissen fällt durch die Speiseröhre, der Schwere folgend, in den Pansen zurück. Je breiiger er ist, ein desto grösserer Theil gelangt in die Schlundrinne. Diejenigen Portionen des Futters, welche in den Pansen und die Haube gefallen sind, können abermals rejicirt und wiedergekaut werden und dieses Spiel sich mehrfach wiederholen.

Durch die enge Hauben-Psalteröffnung gelangen theils breiige, theils mit gröberen Stücken durchsetzte Massen in den Psalter, dagegen aus der Schlundrinne nur Flüssiges und Dünnbreiiges. Nun liegen aber die Psalter-Hauben- und die Psalter-Labmagenöffnung dicht aneinander; zwischen beiden befindet sich die seichte Fortsetzung der Schlundrinne. In dieser kann Flüssiges und Dünnbreiiges weiter bis in den Labmagen laufen. Die von gröberen Partikeln durchsetzten Futtermassen, welche von den beiden Vormägen kommen, werden durch die Blattmusculatur (S. 147), den musculösen Anfangs- und Randwulst derselben und die starken, vorn spitzen, hinten knopfförmigen Warzen in die Kammern zwischen den Blättern geschafft. In diesen wird das Futter mechanisch zerkleinert, verliert Wasser, das nach unten abtropft. Indess ist der flüssige Inhalt des Psalters nie beträchtlich; er beträgt beim Schaf nur ca. 60 Ccm. Vermöge seiner kräftigen, sich in die Blätter fortsetzenden Musculatur ist der Psalter ein Zerkleinerungs- oder Zermalmungsapparat; durch die Contractionen der Psalterwand, welche sich auf die Blätter fortsetzen, werden die zwischen letzteren gelegenen Futterkuchen ausgepresst. In den Labmagen tritt der Psalterinhalt in zwei Portionen über; was die Rinne entlang kommt, ist flüssig oder dünnbreiig; was aus den Kammerräumen übertritt, ist eher trocken, enthält nur 60—70 pCt. Wasser und reagirt in der Regel neutral oder schwach sauer (Milchsäure).

Im ausserordentlich dicht mit Drüsen besetzten Labmagen der Wiederkäuer erfolgen dieselben chemischen Umsetzungen, wie im Magen der Carni-, Omni- und Herbivoren und in dem eigentlichen Labmagen der Einhufer: die Eiweissstoffe werden in Albumosen und Peptone übergeführt. Die Labmagenfläche des Rindes übertrifft die des Pferdes um das Vierfache. Der hier secernirte Saft ist reich an Pepsin und an freier Säure. Letztere besteht indess nach Bidder und Schmidt (Magensaft des Schafes) zumeist aus Milchsäure und enthält nur wenig Salzsäure (nach Ellenberger und Hofmeister 0,05—0,12 pCt.), daher hier zuerst noch die Stärke verzuckert und erst weiterhin, wenn der Säuregehalt hoch geworden ist, die diastatische Umsetzung gehemmt wird. Im Gegensatz zum Pferde ist bei den Wiederkäuern der

Pylorus fest geschlossen und öffnet sich wohl nur gegen Ende der Magenverdauung, um den chymificirten Inhalt in das Duodenum übertreten zu lassen.

Es verdient noch der Erwähnung, dass, so lange nach der Geburt die Wiederkäuer mit Muttermilch ernährt werden, ihr Pansen klein ist. Die Entwickelung des Pansens passt sich gewissermassen dem Volumen der eingeführten Nahrung an. Flourens gab jungen Hammeln, die bis dahin mit Milch ernährt worden waren, eine verschieden voluminöse Nahrung, dem einen grosse Mengen von Heu, dem anderen kleinere Mengen eines concentrirten Futtermittels, Hafer. Als nach 1 Jahr langer Fütterung die Thiere getödtet wurden, zeigte der Hammel, der dauernd grosse Mengen Heu gefressen hatte, einen viel umfangreicheren Pansen, als der mit Hafer ernährte.

Die Wiederkäuer erbrechen in der Regel nicht, selbst nicht auf grössere Gaben von Brechmitteln; meist treten nur Uebelkeit und Brechneigung auf.

Galle.

Eine nur kurze Strecke hinter dem Magenausgang werden in das Duodenum zwei Verdauungssäfte ergossen, die Galle und der pankreatische Saft oder Bauchspeichel.

Die Galle ist das Secret der Leber, der grössten Drüse (Lebergewicht zu Körpergewicht = 1 : 30—35). Die einzelnen Gallengänge sammeln sich zu einem grossen gemeinschaftlichen Gang, dem Duct. choledochus, der (bei manchen Thieren, z. B. Schaf und Ziege, mit dem Ausführungsgange des Pankreas verschmelzend) die Dünndarmwand in schiefer Richtung von unten nach oben durchsetzt, so dass seine Einmündung in die Schleimhaut, welche übrigens mittels einer ampullenförmigen Erweiterung (Diverticulum Vateri) am Grunde eines Schleimhauthöckers und gedeckt durch letzteren statthat, höher liegt, als die äussere Eintrittsstelle. Dadurch ist erreicht, dass bei Ueberdruck von der Darmhöhle aus oder bei Zusammenziehung der Musculatur der Darmwand die innere Mündung durch Zusammensinken bez. Vorlagerung des Höckers geschlossen resp. das die Darmwand durchsetzende Stück comprimirt wird, sodass von dem Inhalt des Dünndarms nichts in den Gang eintreten kann. Bei manchen Thieren stehen der aus der Leber kommenden Galle zwei Wege offen, sie kann geraden Weges durch den Choledochus nach der Darmhöhle gelangen, sie kann aber auch in den Gallenblasengang und von dort in die Gallenblase eintreten. Die Gallenblase ist ein Reservoir für die Galle, in der sich die secernirte Galle ansammeln kann. Solch ein Reservoir für die Galle besitzen der Mensch und eine Reihe von Säugethieren und Vögeln.

Die Gallenblase fehlt den Einhufern (Pferd, Esel), unter den Wiederkäuern dem Hirsch, Kameel, Dromedar, unter den Dickhäutern dem Elephanten und Nashorn, unter den Nagern dem Biber, Hamster und der Ratte, endlich den Cetaceen (Walfischen). Die Gallenblase fehlt also meist Pflanzenfressern. Beim Pferde ist der Gallengang beulenförmig erweitert.

Die chemischen Untersuchungen der Galle sind zumeist an der Blasengalle des Rindes angestellt worden, später (1844) hat Schwann, analog den Speichel- und Magenfisteln, permanente Gallenfisteln mit Erfolg beim Hunde angelegt, die Gallenblase selbst, nach vorgängiger Abbindung des Duct. choledochus nahe dem Duodenum, in die Wunde der Bauchwand zum Einheilen gebracht, so dass er durch diese die ausgeschiedene Galle direct auffangen konnte. Weiter hat dann Colin (1850) an Pferden, Rindern, Schafen und Schweinen auch temporäre Gallenfisteln angelegt, indem er den Duct. choledochus am Darmende abband und in dessen centrales, d. h. mit der Leber zusammenhängendes Ende eine Canüle einführte, die, durch die Bauchwunde nach aussen geleitet, die ausgeschiedene Galle einen bis mehrere Tage hindurch aufzufangen gestattete.

Im frischen Zustande ist die Galle eine klare, bald dünne, bald mehr zähe und fadenziehende Flüssigkeit, welche ausser Schleimkörperchen und bei Blasengalle Epithelzellen der Blasenwand keine morphotischen Elemente enthält. Sie ist von neutraler (bis schwach alkalischer) Reaction, beim Menschen und den Carnivoren von goldgelber bis gelbbrauner, bei den Herbivoren von grüner Farbe und zwar braungrün beim Pferde und Rind, grünlichgelb beim Schwein und hell- bis dunkelgrün beim Schaf. Durch Stehen an der Luft wird die braungelbe Galle dunkelbraun, die grünliche noch intensiver grün. Die Galle zeigt einen eigenthümlich bitteren „galligen" Geschmack und einen specifischen, besonders beim Erwärmen hervortretenden aromatischen, moschusartigen Geruch. Auf Zusatz von concentrirter Schwefelsäure giebt die Galle eine im durchfallenden Lichte dunkelrothe, im schief auffallenden Lichte prachtvoll grüne Fluorescenz.

Die Blasengalle zeigt gegenüber der aus Fisteln gewonnenen eine dunklere Färbung, eine bald nur wenig, bald um das 5 bis 8fache grössere Concentration, eine mehr dickflüssige schleimige Beschaffenheit und meist eine schwach alkalische Reaction; in der Blase mischt sich mit dem eigentlichen Lebersecret der von der Blasenwand gelieferte alkalisch reagirende Schleim, während andererseits durch Wasseraufsaugung die Galle eingedickt wird.

Das specifische Gewicht der Galle schwankt bei den verschiedenen Thieren innerhalb weiter Grenzen zwischen 1,008—1,030; die höchsten Werthe: 1,026—1,032 sind in der Blasengalle des Menschen gefunden worden. Dem entsprechend unterliegt auch der Gehalt an festen Stoffen weiten Schwankungen: im frischen Lebersecret von Katze und Schaf beträgt er nach Bidder und Schmidt 5 pCt., beim Hund nach Rosenberg 10 pCt., bei Kaninchen 2 pCt., bei Meerschweinchen nur 1—1,5 pCt., beim Menschen nach Hammarsten 2—3,5 pCt. In der Gallenblase können die festen Stoffe bis auf 20 pCt. ansteigen. Von den festen Bestandtheilen sind 0,5—1,3 pCt. anorganische Salze.

In 100 Th. Galle vom	Mensch		Hund		Rind	Schwein
	Blasen-galle	frisch secernirte Galle	Blasen-galle	frisch secernirte Galle	Blasengalle	
Wasser	84,0	97,3	85,2	89,7	90,4	88,8
Feste Stoffe	16,0	2,7	14,8	10,3	9,6	11,2
Gallensaure Salze .	8,7	1,0	12,6	8,6	8,0	7,3
Lecithin, Cholesterin, Fette, Seifen . .	2,4	0,3	1,3	0,9		2,2
Schleim u. Farbstoff	4,4	0,6	0,3	0,2	0,3	0,6
Anorganische Salze .	0,5	0,8	0,6	0,6	1,3	1,1

Unter den organischen Stoffen der Galle finden sich zwei wesentliche Bestandtheile, die sonst im Thierkörper nicht vorkommen: der Gallenfarbstoff und die Gallensäuren. Neben ihnen kommen zu 1—5 pCt. andere organische Stoffe vor.

Der Gallenfarbstoff, das Bilirubin $C_{16}H_{18}N_2O_3$, unlöslich in Wasser, Alkohol, Aether, lässt sich durch Ausziehen mit heissem Chloroform aus der Galle gewinnen. Aus Chloroform krystallisirt es in kleinen rhombischen orangefarbenen Prismen und ist identisch mit dem Haematoidin (S. 18). Bilirubin ist löslich in Alkalien; in der Galle wird es durch die Alkalisalze der Gallensäuren in Lösung erhalten. In der Galle von Carni- und Omnivoren kommt es nur allein vor, in der von Herbivoren auch ein grünlicher Farbstoff, das Biliverdin $C_{16}H_{18}N_2O_5$, das ein Oxydationsproduct des Bilirubin ist; in flacher Schale der Luft ausgesetzt, geht die alkalische Lösung von Bilirubin in Biliverdin über; letzteres ist ein schwarzgrünes amorphes Pulver. Bilirubin lässt sich in Flüssigkeiten durch die charakteristische Gmelin'sche Reaction (1826) erkennen: Setzt man zu einer Flüssigkeit, welche diesen Farbstoff in Lösung enthält, eine verdünnte Salpetersäure, die durch Hinzufügen eines Tropfens rauchender Säure etwas Untersalpetersäure enthält, so sieht man infolge allmäligen Fortschreitens der Oxydation von unten nach oben farbige Ringe entstehen und zwar roth, violett, blau, grün. Diese Probe gelingt noch bei Gegenwart von nur $^1/_{80000}$ Bilirubin. Den nämlichen Farbenwechsel zeigt, nach Maly, die Chloroformlösung des Gallenfarbstoffs auf Zusatz von Bromwasser.

Brücke hat eine empfehlenswerthe Modification der Gmelin'schen Probe angegeben: man versetzt die auf Gallenfarbstoff zu prüfende Flüssigkeit mit verdünnter reiner Salpetersäure und lässt dann vorsichtig am Rande des Glases reine concentrirte Schwefelsäure herunterfliessen, die vermöge ihrer Schwere zu Boden sinkend aus der Salpetersäure nach und nach Untersalpetersäure frei macht. Auch die Huppert'sche Probe ist sehr empfehlenswerth; man fällt die zu prüfende Flüssigkeit mit Kalkmilch aus, bringt den (event. Bilirubinkalk enthaltenden) Niederschlag noch feucht in ein Reagensglas, gibt salz-

säurehaltigen Alkohol hinzu und erhitzt zum Sieden; bei Gegenwart von Gallenfarbstoff färbt sich der Alkohol smaragd- oder blaugrün.

In faulender Galle finden sich noch andere dunklere Farbstoffe, die indess nur ungenügend bekannt sind: Bilifuscin, Biliprasin, Bilihumin; die Gmelin'sche Reaction geben sie nicht.

Den zweiten charakteristischen Bestandtheil der Galle bilden die von Strecker entdeckten Gallensäuren, die Glycochol- und Taurocholsäure, welche als Natronsalze darin vorkommen. Sie lassen sich aus dem alkoholischen Extract der Galle durch Aetherzusatz krystallinisch ausfällen. Beide sind N-haltig, die Taurocholsäure auch schwefelhaltig. Aus beiden lässt sich durch Kochen mit Säuren, mit Barytwasser, mit Wasser über 100° C. dieselbe N-freie Säure, die Cholalsäure, abspalten. Diese ist mit zwei verschiedenen Körpern, dem Taurin und Glycocoll, gepaart. Der Cholalsäure, also auch den gepaarten Gallensäuren, kommt eine von Pettenkofer entdeckte, schöne Farbenreaction zu: auf Zusatz von ein wenig Rohrzuckerlösung und dann tropfenweise von reiner concentrirter Schwefelsäure färben sie sich bei 60—70° prachtvoll roth oder purpurviolett. Da auch den Eiweisskörpern eine ähnliche Farbenreaction zukommt (S. 12), ist die Probe nur in eiweissfreien Flüssigkeiten verwerthbar. Während die Taurocholsäure in jeder Galle ausnahmslos vorkommt, findet sich die Glycocholsäure nicht in der Galle von Carnivoren, spärlich bei den Omnivoren, sehr reichlich bei den Herbivoren. Die Galle der Carnivoren enthält ausschliesslich, die der Omnivoren überwiegend Taurocholsäure, so beim Menschen nach Hammarsten 2—14mal so viel Tauro- als Glycocholsäure.

Da die heisse Schwefelsäure nur zu leicht den Zucker oder andere organische Substanzen verkohlt und die dadurch entstehende Braunfärbung die Purpurfarbe verdeckt, empfiehlt Drechsel statt der Schwefelsäure syrupöse Phosphorsäure zu verwenden. Aus Zucker und Schwefelsäure entsteht dabei Furfurol (Brenzschleimsäurealdehyd) $C_5H_4O_2$, das mit den Gallensäuren die Farbenreaction gibt.

Mit concentrirter Schwefelsäure geben die Gallensäuren und daher auch die Galle (S. 152) eine dunkelrothe bis tiefgrüne Fluorescenz.

Die Glycocholsäure $C_{26}H_{43}NO_6$, feine glänzende Nadeln, schwer löslich in kaltem, leichter in kochendem Wasser, leicht löslich in Alcohol, wenig in Aether, ist nach Hüfner durch Versetzen von Rindergalle mit Salzsäure und Aether beim Stehenlassen häufig ohne Weiteres krystallinisch zu erhalten. Von ihren Salzen sind die mit Alkalien und Erden in Wasser und Alcohol leicht löslich, die mit schweren Metallen meist unlöslich. Beim Kochen mit Barytwasser oder durch Fäulniss spaltet sie sich unter Wasseraufnahme:

$$\underset{\text{Glycocholsäure}}{C_{26}H_{43}NO_6} + \underset{\text{Wasser}}{H_2O} = \underset{\text{Cholalsäure}}{C_{24}H_{40}O_5} + \underset{\text{Glycocoll}}{C_2H_5NO_2}.$$

Die Taurocholsäure $C_{26}H_{45}NSO_7$, feine seidenglänzende Nadeln, an der Luft rasch zerfliessend, löslich in Wasser und Alcohol, unlöslich in Aether. Von ihren Salzen sind nur die Alkalisalze in Wasser und Alcohol leicht lös-

lich. Aus einem Gemenge von glyco- und taurocholsauren Salzen fällt Bleizucker nur die Glycocholsäure aus; in dem Filtrate schlägt Bleiessig die Taurocholsäure nieder. Beim Kochen mit Barytwasser, wie durch Fäulniss zerfällt sie:

$$\underset{\text{Taurocholsäure}}{C_{26}H_{45}NSO_7} + \underset{\text{Wasser}}{H_2O} = \underset{\text{Cholalsäure}}{C_{24}H_{40}O_5} + \underset{\text{Taurin}}{C_2H_7NSO_3}.$$

Beide Gallensäuren drehen die Polarisationsebene nach rechts.

Die Cholalsäure oder Cholsäure $C_{24}H_{40}O_5$ (krystallisirt in vierseitigen Prismen, an der Luft verwitternd) dreht die Polarisationsebene nach rechts, unlöslich in Wasser, leicht löslich in Alcohol, schwer löslich in Aether, treibt aus Alkalicarbonaten beim Erwärmen die Kohlensäure aus. Ihre Alkalisalze sind leicht löslich und krystallisirbar, die übrigen Salze schwer löslich. Beim Erhitzen auf 200° oder beim anhaltenden Kochen mit Säure zerfällt sie zu Choloidinsäure und schliesslich zu einem amorphen Körper, dem Dyslysin $C_{24}H_{36}O_3$.

In der Galle der Schweine findet sich eine der Cholalsäure verwandte Säure, die Hyocholalsäure $C_{25}H_{40}O_4$. Die Cholalsäure der Menschengalle ist nach Schotten ein Gemisch von gewöhnlicher Cholalsäure mit einer C- und H-reicheren, aber O-ärmeren Säure (Fellinsäure $C_{23}H_{40}O_4$).

Glycocoll $C_2H_5NO_2$, auch Glycin oder Leimsüss genannt, weil es beim Kochen von Leim mit verdünnter Schwefelsäure entsteht, ist krystallisirbar, in Wasser leicht löslich, in absolutem Alcohol und Aether unlöslich. Die wässerige Lösung reagirt, obwohl das Glycocoll als Amidoessigsäure $CH_2.NH_2.COOH$ aufzufassen ist, nicht sauer; sie färbt sich mit einem Tropfen Eisenchlorid roth, löst Quecksilberchlorid auf und reducirt es beim Erhitzen zu metallischem Quecksilber. Glycocoll verbindet sich mit Basen, Säuren und Salzen, hält, wie Zucker, Kupferhydroxyd mit lasurblauer Farbe in Lösung, ohne es beim Erwärmen zu reduciren. Im freien Zustande ist es im Thierkörper noch nicht aufgefunden. Ausser mit Cholalsäure kommt es mit Benzoësäure gepaart als Hippursäure im Harn vor.

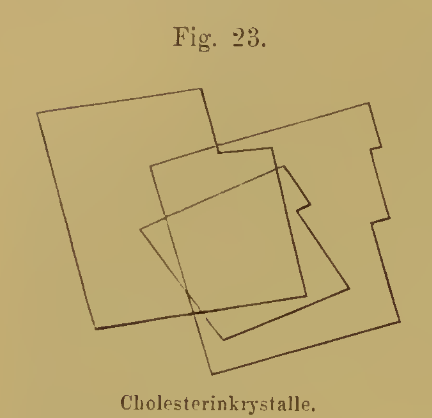
Taurin $C_2H_7NSO_3$, in grossen glasglänzenden Säulen krystallisirend, in Wasser leicht löslich, unlöslich in Alcohol und Aether, ist als Amidoäthylschweflige Säure oder Amidoisäthionsäure $C_2H_4(NH_2).HSO_3$ aufzufassen. Wird beim Erhitzen unter Entwickelung schwefliger Säure zersetzt. Ausser als Spaltproduct der Gallensäuren findet es sich im Fleisch verschiedener Fische und des Pferdes, sowie in den Lungen verschiedener Säugethiere.

Ferner enthält die Galle Cholesterin zu etwa 0,2 pCt., durch die gallensauren Alkalien darin gelöst, sodann kleine Mengen fettsaurer Alkalien (Seifen) und etwas Neutralfett, dieses ebenfalls durch die gallensauren Alkalien und Seifen gelöst. Endlich findet sich darin Mucin (S. 127), reichlich bis zu 3 pCt. in der Blasengalle des Menschen, in der des Rindes nach Hammarsten fast ausschliesslich Nucleoalbumin (S. 12) neben nur wenig Mucin; auf Zusatz von Alkohol fällt es flockig aus. Die normale Galle enthält kein (in der Hitze gerinnbares) Eiweiss (S. 11).

Cholesterin $C_{26}H_{44}O$, seinem chemischen Verhalten nach ein einatomiger Alcohol, bei 145° schmelzend, kommt ausser in der Galle auch noch

reichlich in der Nervensubstanz vor, spärlich im Blut und in anderen Körperflüssigkeiten; ist unlöslich in Wasser und kaltem Alcohol, löslich in siedendem Alcohol, in Aether, Benzol, gallensauren Salzen, fetten Oelen und Seifen. Es krystallisirt in rhombischen perlmutterglänzenden Tafeln (Fig. 23), deren Ränder und Winkel nicht selten unregelmässig ausgebrochen erscheinen. Bei Behandlung mit starker Schwefelsäure (1 Th. Wasser auf 3 bis 5 Theile concentrirter Säure) färben sich die Krystalle von den Rändern aus rost- oder purpurroth oder violett, noch lebhaftere Colorite ruft bei dieser Behandlung Jodzusatz hervor.

Fig. 23.



Cholesterinkrystalle.

In der Galle kann sich unter Umständen das Cholesterin so reichlich anhäufen, dass es ausfällt und zur Entstehung von Gallensteinen Veranlassung gibt, welche häufig überwiegend aus Cholesterin bestehen, daneben noch Bilirubin an Kalk gebunden, sog. Pigmentkalk enthalten.

An anorganischen Salzen enthält die Galle neben Chlornatrium vorwiegend Phosphate und zwar gebunden an Natrium und Calcium, stets auch etwas Eisenphosphat. Endlich sind darin in Spuren gefunden: Kupfer- und Mangansalze; das Vorkommen letzterer erklärt sich so, dass die meisten Metallsalze, in den Körper eingeführt, in der Leber zur Ablagerung bezw. durch die Galle zur Ausscheidung kommen. An Gasen enthält die Galle 6—56 Volumprocent CO_2.

Die Gallensecretion scheint im Gegensatz zur Speichel- und Magensaftsecretion continuirlich vor sich zu gehen, wenigstens in einer gewissen Grösse, und selbst längere Nahrungsentziehung hebt die Gallenbildung nicht auf. Jede Mahlzeit erhöht die Gallensecretion, und zwar fällt das Maximum der Abscheidung um die 3.—5. und ein zweites Maximum um die 13.—15., manchmal schon um die 9. Stunde nach der Mahlzeit. Bei reichlicher Fleischkost steigt sowohl die Gallenmenge, als die Grösse der festen Bestandtheile, noch stärker nach Rosenberg bei ausschliesslicher Fettkost. Wird, wie bei Pflanzenfressern, stetig gefressen und verdaut, so ist auch die Gallensecretion demzufolge eine reichlichere, daher im Allgemeinen die Gallenabsonderung bei Herbivoren reichlicher ist, als bei Carni- und Omnivoren. Die tägliche Ausscheidungsgrösse hat sich beim Menschen nur in Fällen von Gallenfisteln, bei denen sonst kein erhebliches Leiden bestand, einigermassen feststellen lassen; solche Fälle sind von v. Wittich, Noël Paton u. A. untersucht worden, und danach sollen 600 Ccm. Galle und mehr in 24 Stunden von einem erwachsenen Menschen und ca. 10 Grm. Galle (mit 0,3 Grm. fester Stoffe) pro Kilogramm Mensch ausgeschieden werden. Bei Pferden ist nach Colin die 24stündige

Gallenabsonderung auf 5—6, beim Rind auf 2—6, beim Schaf auf $1/_3$ Kgrm. zu schätzen. — Nach Bidder und Schmidt sondert in 24 Stunden 1 Kgrm. Hund im Mittel 20 Grm., 1 Kgrm. Katze 15 Grm., 1 Kgrm. Schaf 25 Grm., 1 Kgrm. Kaninchen 137 Grm., 1 Kgrm. Meerschweinchen 175 Grm. Galle ab.

Bemerkenswerth ist der Einfluss der Gallenresorption im Darm auf die Abscheidung. Wird durch eine Fistel die Galle nach aussen geleitet, so geht sehr bald die Absonderungsgrösse herunter und steigt nach Schiff schnell wieder an, wenn man den Fistelthieren Galle in den Darm einführt.

Sehr interessant ist es, dass, je kleiner das Thier, insbesondere der Pflanzenfresser, desto grösser seine tägliche Ausscheidung an Galle im Verhältniss zum Körpergewicht ist. Ein Kilogramm Meerschweinchen, dessen Leber etwa 40 Grm. wiegt, secernirt in 24 Stunden 175 Grm. Galle, also mehr als das 4fache des Lebergewichtes. Da die Galle des Meerschweinchens $1^1/_4$ pCt. feste Stoffe und die Leber im Durchschnitt 25 pCt. feste Stoffe enthält, so werden innerhalb 24 Stunden mit der Galle fast $^1/_4$ der festen Stoffe entleert, die in der Leber des Meerschweinchens überhaupt sich finden. Es spricht dies für eine ausserordentliche secretorische Leistung der Leber bei den Herbivoren.

Welches der Leberblutgefässe unterhält die Gallenabsonderung? Die enge Leberarterie versorgt im Wesentlichen die Glisson'sche Kapsel und deren Fortsetzungen zwischen den Leberläppchen, sowie die Wandungen der Gallengänge mit Ernährungsmaterial; das weitmaschige Capillarnetz, in das sie sich auflöst, mündet zumeist in die interlobulären Pfortaderzweige ein. Schon danach ist die Leberarterie nur als das nutritive Gefäss zu erachten. Damit steht auch im Einklang, dass nach Unterbindung der Leberarterie die Gallenausscheidung, wie Schiff zuerst gezeigt hat, so gut wie unverändert bleibt. Nach Unterbindung des Pfortaderstammes hört die Secretion zwar auf, aber das Thier geht auch schnell infolge der Blutstauung in den Wurzeln der Pfortader zu Grunde, sodass hieraus ein bindender Schluss nicht zu ziehen ist. Indess folgt schon aus der Grösse und Mächtigkeit der Pfortader und ihrer ausserordentlich reichen Verästelung um die ganze Peripherie eines jeden Leberläppchens, dass bei der Gallenabsonderung in erster Linie die Pfortader betheiligt ist. Neuere Versuche von Asp lehren, dass nach Schliessung des, einen Leberlappen speisenden Pfortaderastes der denselben Lappen versorgende Arterienast zwar die Absonderung unterhält, dass aber dabei die Grösse der Gallensecretion ungemein sinkt.

Secretionsdruck. Im Gegensatz zum Speichel wird die Galle unter auffallend geringem Druck abgesondert. Die Leberarterie ist sehr eng, anderseits setzt sich die Pfortader aus Stämmen zusammen, welche aus den Capillaren des Darms und der Milz hervorgehen (S. 28), daher der Blutdruck in der Leber nur sehr

niedrig sein kann. Heidenhain hat den Secretionsdruck der Galle, den Druck, unter welchem die Galle in die abführenden Gallengänge ausgestossen wird, dadurch gemessen, dass er den Duct. choledochus anschnitt und dessen centrales, nach der Leber zu sehendes Ende mit dem kurzen Röhrenschenkel eines U-förmigen Wassermanometers verband; er fand so den Druck zu nur 200 Mm. Wasser = 15 Mm. Quecksilber; es beträgt also der Secretionsdruck der Galle kaum $^1/_{50}$ einer Atmosphäre. Da beim Hunde, nach Heidenhain, der Blutdruck in der Pfortader meist niedriger ist, kann die Secretion des Wassers der Galle in der Leber unmöglich als mechanische Folge des Blutdruckes angesehen werden, vielmehr ist die Quelle des Secretionsdruckes in einer activen Thätigkeit der secernirenden Leberzellen zu suchen. Doch ist der Grad dieser Thätigkeit innerhalb gewisser Grenzen von dem Blutstrom in der Leber abhängig, insofern der Gallenstrom mit dem Pfortaderstrom an- und abschwillt, und zwar ist, nach Heidenhain, nur die (z. B. während der Verdauung) wachsende oder (infolge von starker Blutentziehung bezw. Schliessung einer Anzahl von Pfortaderwurzeln) abnehmende Geschwindigkeit des Blutes in der Leber der hier bestimmende Factor, nicht das Steigen und Sinken des Druckes in den Lebercapillaren. Es wird demnach der Grad der Thätigkeit der Leberzellen durch die Blutmenge bedingt, die in der Zeiteinheit an ihnen vorüberströmt, um ihnen das Rohmaterial und den für jede Zellthätigkeit unentbehrlichen Sauerstoff zuzuführen. Setzt man dem Gallenausfluss einen Widerstand entgegen, der mehr als 15 Mm. Hg-Druck beträgt, so wird der Ausfluss sistirt, die gebildete Galle tritt, anstatt in die Gallengänge, unter dem hohen Gegendruck in die Anfänge der Lymphgefässe über, es erscheint Gallenfarbstoff im Blut und infolge dessen in vielen Körperflüssigkeiten, und so kommt es zur Gelbsucht, zum Icterus. Nach pathologischem oder experimentell herbeigeführten Verschluss des Duct. choledochus ist Uebertritt des Gallenfarbstoffes in die Körpersäfte (Lymphe und weiter in Blut und Harn) und Gelbfärbung der Gewebe (Bindehaut des Auges) bei Tauben schon nach 2 Stunden, beim Kaninchen nach 24 Stunden, bei Hunden nach 48 Stunden, beim Menschen erst nach drei Tagen zu beobachten: die gleichzeitig in's Blut übertretenden gallensauren Salze erzeugen durch directe Herzwirkung Pulsverlangsamung. Spritzt man Wasser unter einem höheren als 15 Mm. Hg-Druck in den Choledochus, so tritt dieses gleichfalls in die Körpersäfte über. Der Druck, den bei jeder Inspiration das herabsteigende Zwerchfell und die sich spannenden Bauchwandungen auf den Inhalt der Bauchhöhle, also auch auf die Leber ausüben, befördert mechanisch die Fortbewegung des in den Gallenwegen bereits vorhandenen Lebersecretes.

Wo wird die Galle gebildet?

Die Endzweige der Pfortader vertheilen sich durch die ganze Leber

gleichmässig derart, dass sie überall polygonale Räume von ziemlich gleicher Grösse, die Leberläppchen oder Leberlobuli, umgrenzen. In der Mitte jedes von den gabelförmigen Pfortaderästen umschriebenen Acinus entspringt ein Wurzelästchen der Lebervene; man nennt deshalb letztere: Vas intralobulare, die Pfortaderzweige: Vasa interlobularia. Schon vom blossen Auge, exquisit deutlich in der Schweinsleber, in der das die Pfortaderäste begleitende Bindegewebe sich zu lamellösen Scheidenwänden zwischen den einzelnen Läppchen verdichtet, sieht man die einzelnen Lobuli mit einem rothen Punkt, dem Querschnitt des Vas intralobulare im Centrum und peripherwärts von einem polygonalen bis rundlichen Hof umzogen, den Randästen der Vasa interlobularia. Zwischen diesen beiden breitet sich das beide verbindende dichte Capillarnetz aus, dessen Maschen mit ihrem Längsdurchmesser radiär angeordnet sind. Die Maschen des Blutcapillarnetzes sind von den Leberzellen ausgefüllt, regelmässig polygonalen Zellen mit einem oder mehreren Kernen und einem granulirten trüben Protoplasma, dass mit grösseren oder kleineren Fetttröpfchen und eckigen Körnchen erfüllt ist. Die Anfänge der Gallenkanälchen, die sog. Gallencapillaren, entstehen in der Leber der Säugethiere in der Weise, dass je zwei Leberzellen in der Mitte ihrer Berührungsflächen rinnenförmig ausgehöhlt sind; durch das Aneinanderlegen beider Halbrinnen entsteht ein cylindrischer Kanal, die Gallencapillare. Es bilden also die Gallencapillaren ein engmaschiges, die Leberzellen umspinnendes Netz, sind aber, wie die Ausführungsgänge anderer Drüsen, von den Blutcapillaren durch Zellsubstanz und wahrscheinlich auch durch eine structurlose Membran geschieden. Die Gallencapillaren gehen an den Rändern der Leberläppchen allmälig in die Zweige der Gallengänge über, deren Wand weiterhin aus einer Adventitia und einer Muscularis besteht und mit cubischen Endothelzellen innen ausgekleidet ist; die grössten Gallengänge besitzen eine eigentliche, mit Schleimdrüsen versehene Schleimhaut. — Wie an anderen Verdauungsdrüsen, haben auch an der Leber Unterschiede im Aussehen der Leberzellen beim hungernden und verdauenden Thiere Heidenhain, sowie Ellenberger gefunden.

Weder das Blut, noch sonst eine Körperflüssigkeit oder ein Organ ausser der Leber, enthält nachweisbar Gallensäuren oder Gallenfarbstoff. Wo man sie oder deren Derivate im Körper antrifft, z. B. im Darminhalt, lässt sich zeigen, dass sie dahin einzig und allein mit der Galle gelangt sind. Also schon diese Thatsache deutet darauf hin, dass die Galle nicht nur durch die Leber ausgeschieden, sondern darin gebildet wird. Joh. Müller, Moleschott u. A. haben Fröschen die Leber exstirpirt, eine Operation, welche jene Thiere 3—21 Tage überleben, und konnten dann nirgends in den Geweben Anhäufung von Gallenbestandtheilen, weder Gallensäuren noch Gallenfarbstoff nachweisen. H. Stern hat indess gezeigt, dass Frösche für diese Versuche unbrauchbar sind, da sie auch nach Unterbindung des Duct. choledochus keinen Icterus bekommen. Bei Vögeln (Tauben) lässt sich die Leber mittels Unterbindung der zuführenden Gefässe vollständig aus dem Kreislauf ausschalten, dann kommt es auch niemals zu einer Anhäufung von Gallenfarbstoff in den Geweben, zum sicheren Beweis,

dass die specifischen Gallenstoffe ausschliesslich in der Leber gebildet werden.

Das Bilirubin verdankt höchst wahrscheinlich seine Entstehung folgendem Vorgang: wo auch immer im lebenden Körper Hämoglobin frei wird, also jedesmal wenn Blutkörperchen im lebenden Blut zerstört werden, bildet sich (S. 18) durch Zerfall des Hämoglobins ein eisenfreier krystallinischer Farbstoff, das Hämatoidin. Mit dem Hämatoidin ist aber das Bilirubin identisch, wie aus der durchaus gleichen Krystallform, der Elementarzusammensetzung u. A. hervorgeht. Zu diesen, Blutkörperchen lösenden Substanzen gehören auch die gallensauren Salze. Es scheint demnach, als ob das Bilirubin dadurch entstände, dass die gallensauren Salze aus den Blutkörperchen das Hämoglobin frei machen, das dann nach Zerlegung in seine Bestandtheile in Hämatoidin übergeführt wird. Es spricht dafür auch die Beobachtung, dass Injection reiner Hämoglobinlösungen in das Blut lebender Thiere den Gehalt der Galle an Bilirubin unmittelbar und sehr beträchtlich steigert.

Dagegen herrscht über die Entstehung der Gallensäuren noch tiefes Dunkel. Nur soviel ist wohl mit Sicherheit anzunehmen, dass die Bildung der Cholalsäure und ihrer Paarlinge, Taurin und Glycocoll, gesonderte Processe sind und dass die unabhängig von einander gebildeten Producte sich zu den Gallensäuren vereinigen.

Fermentative Wirksamkeit der Galle. Eiweissstoffe werden von der Galle gar nicht verändert. Auf Stärkekleister übt die Galle des Menschen und mancher Hausthiere (Schaf, Schwein) eine mässige diastatische Wirkung, die indess im Darm gegenüber der ausserordentlich energischen Wirksamkeit eines, wie wir sehen werden, im Bauchspeichel vorfindlichen Fermentes gar nicht in Betracht kommt. Dagegen befördert die Galle die Fettverdauung; doch lässt sich das Verständniss hierfür erst im Zusammenhange mit der Betrachtung des Ablaufes der Darmverdauung gewinnen.

Auf die chemischen Umsetzungen in der Leber, die Bildung von Glycogen, Zucker und Harnstoff, soll, da diese Function von keinem Einfluss auf die Verdauung ist, erst später eingegangen werden.

Bauchspeichel.

Ausser der Galle wird in das Duodenum, entweder zugleich mit der Galle, wie beim Schaf und der Ziege (bei denen der pancreatische Gang schon einige Centimeter oberhalb seines Darmendes in den Gallengang mündet), oder, mit dem Gallengang vereint sich in das Diverticulum Vateri (S. 151) öffnend, das Secret des Pancreas, der pancreatische Saft oder Bauchspeichel ergossen. Das Pancreas, ein allgemein verbreitetes Organ der Wirbelthiere, ist eine zusammengesetzte acinöse Drüse. Beim Menschen, dem Schwein und den Wiederkäuern wird das Pancreas der Länge nach vom Hauptausführungsgang, dem Ductus Wirsun-

gianus, durchsetzt, dem sich die kleinen Gänge der einzelnen Acini wie die Zweige einer Pappel anreihen. Bei den Carnivoren und beim Pferd findet sich ausser dem Hauptausführungsgang noch ein kleinerer, der Santorini'sche Gang. Beim Kaninchen hat das Pancreas nur einen Gang, der etwa 30 Ctm. unterhalb des Duct. choledochus in den Darm mündet. Schneidet man den Ausführungsgang an, legt ein Röhrchen ein und fängt so den ausgeschiedenen Saft ab (temporäre Fistel) oder fängt man den Saft durch eine mit der Bauchwunde verheilte Fistel des Ganges auf (permanente Fistel), so kann man die Schnelligkeit und Grösse der Secretion und ihre Abhängigkeit von den einzelnen Bedingungen: Fütterung, Verdauung etc. feststellen. So hat man ermittelt, dass bei Herbivoren (Kaninchen, Schaf, Rind) die Secretion continuirlich vor sich geht, bei Carnivoren intermittirend. Beim Kaninchen ist die Secretion im Gange, gleichviel ob die Fistel während voller Verdauung oder nach 48stündigem Hungern angelegt wird. Bei Hunden stockt ausserhalb der Verdauung die Absonderung vollständig, sie beginnt aber, nach Bernstein und Heidenhain, unmittelbar nach der Fütterung und steigt innerhalb der ersten drei Stunden danach zu einem Maximum an, sinkt darauf bis zur 5. bis 7. Stunde und steigt von da ab bis zur 9.—11. Stunde nochmals an, ohne dass das erste Maximum erreicht wird; gegen die 18. bis 24. Stunde nach der Fütterung hört die Absonderung auf. Das Verdauungssecret des Hundes ist spärlich, klebrig, fast fadenziehend, farblos, von alkalischer Reaction, erstarrt gallertig in der Kälte; es enthält 6—10 pCt. feste Stoffe, sehr wenig kohlensaure Salze, sehr viel in der Hitze gerinnbares Eiweiss (Serumalbumin); ausserdem Spuren von Leucin, Tyrosin und, als besonders wichtig, eiweissähnliche, auf bestimmte Nahrungsstoffe wirkende Fermentsubstanzen, auf die wir bei der Betrachtung der chemischen Wirkung des Saftes näher eingehen werden, und geringe Mengen von Seifen; von anorganischen Salzen (fast 1 pCt.): Kochsalz, kohlensaure Alkalien und phosphorsaure Erden (Kalk und Magnesia). Beim Schaf, Pferd, Esel und Kaninchen ist der Saft temporärer Fisteln wasserhell, nicht fadenziehend, salzig; sein Gehalt an festen Stoffen beträgt 1—2 pCt., selten darüber bis $3^1/_2$ pCt. Es ist also der Bauchspeichel der Herbivoren sehr viel dünner als der der Carnivoren. Dass bei Pflanzenfressern die Secretion continuirlich vor sich geht, steht wohl damit im Zusammenhang, dass diese Thiere eigentlich dauernd in der Verdauung begriffen sind, da zu keiner Zeit ihr Magen oder Darm leer gefunden wird.

Während das Pancreas des Hundes im Hungerzustand blassgrau erscheint, nimmt es unmittelbar nach der Fütterung eine lebhaft rosenrothe Färbung an. Kühne und Lea haben sich von der Beschleunigung des Blutlaufes in der thätigen Drüse direct überzeugt; hier sahen sie, analog wie dies auch bei den thätigen Speicheldrüsen der Fall ist, die Venen hellrothes Blut führen, die erweiterten Capillaren pulsiren und die Pulsation sich sogar auf die Venen fortsetzen.

Mit der Thätigkeit der Drüse geht nach dem Funde von Heidenhain, analog den Speicheldrüsen (S. 130), eine morphologische Veränderung der Drüsenzellen Hand in Hand. Die secernirenden Drüsenräume haben die Gestalt kurzer Schläuche oder Kolben; die Drüsenzellen selbst sind von kegelförmiger Gestalt und zeigen im frischen Zustande eine helle, mit Carmin färbbare, der Membrana propria zugewandte Aussenzone und eine dunkelkörnige, dem Lumen des Schlauches zugekehrte Innenzone. Bei hungernden Thieren ist erstere viel schmäler als letztere. In der 6.—10. Stunde nach der Fütterung zeigt sich die Innenzone viel kleiner, die Aussenzone grösser, es wird also bei der Secretion des Saftes die körnige Innenzone verbraucht, während die Aussenzone wächst. Gegen Ende der Verdauung sieht man dann wieder die körnige Innenzone fast den ganzen Zellraum einnehmen und die homogene Aussenzone einen nur schmalen Saum bilden. Demnach wird wohl mit Hülfe des aus dem Blute aufgenommenen Materials die körnige Innenzone wiederhergestellt.

Nicht selten stellt sich bei permanenten Fisteln bald früher, bald später eine qualitative und quantitative Aenderung der Absonderung ein, die mit einer morphologischen Umgestaltung der Drüsenzellen einhergeht und als mehr oder weniger abnorm anzusehen ist. Dann wird das Fistelsecret beim Hunde reichlicher, fliesst fast continuirlich, enthält 1—2 pCt. feste Stoffe, wenig gerinnbares Albumin, sehr viel kohlensaure Salze. Es wird also unter diesen abnormen Bedingungen das Secret von permanenten Fisteln bei Carnivoren in jeder Beziehung ähnlich dem Secret temporärer Fisteln von Herbivoren.

In dem (infolge Verengerung seiner Mündung in den Darm) stark erweiterten Wirsung'schen Gang eines Menschen hat Herter einen ganz klaren geruchlosen, nicht fadenziehenden, stark alkalischen Saft angesammelt gefunden, der sich als sehr wirksam erwies, 2,4 pCt. feste Stoffe (darunter 1,8 pCt. organische) enthielt; Hoppe-Seyler in einem ähnlichen Fall beim Pferde eine wirksame Flüssigkeit mit einem festen Rückstand von 1,8 pCt.

Die nur selten im Wirsung'schen Gange angetroffenen Concremente bestehen zu fast $^2/_3$ aus Calciumphosphat, zu $^1/_3$ aus Calciumcarbonat und ein wenig organischer Materie.

Ueber die Mengen des Secretes, welche in 24 Stunden ausgeschieden werden, variiren die Angaben sehr. Aus Fisteln erhält man selbst auf der Höhe der Verdauung bei grossen Hunden nur etwa 1—$2^1/_2$ Grm. Saft in der Stunde, und diesen Werth mit 24 zu multipliciren, ist unstatthaft, weil die Menge des ausgeschiedenen Saftes je nach den einzelnen Verdauungsstadien innerhalb ziemlich weiter Grenzen schwankt. Die Secretionsgrösse aus permanenten Fisteln stellt sich pro Kilogramm Hund in 24 Stunden auf etwa $2^1/_2$ Grm., nur ausnahmsweise höher. Beim Menschen schätzen Bidder und Schmidt die tägliche Secretion von Bauchspeichel auf 150 Grm. Leuret und Lassaigne erhielten beim Pferde aus einer frisch angelegten Fistel in einer Stunde 180 Grm., Colin (im Mittel von 4 Stunden) pro Stunde 175 Grm. und von einer Kuh 200—270 Grm., dagegen vom Schwein nur 12 bis

15 Grm. pro Stunde, im Verhältniss zu dessen Körpergewicht also viel weniger.

Der Bauchspeichel wird unter nicht viel höherem Druck als die Galle (S. 158) abgesondert; nach Heidenhain beträgt der Secretionsdruck beim Kaninchen 220 Mm. Wasserhöhe = 17 Mm. Hg. Dieselben Momente, welche den Abfluss der Galle in den Darm verhindern, können also auch den Erguss des Bauchspeichels in die Darmhöhle sistiren.

Der pancreatische Saft zeichnet sich vor den bisher betrachteten Verdauungssäften dadurch aus, dass er auf alle drei Hauptgruppen organischer Nährstoffe: Kohlehydrate, Fette und Eiweisskörper eine chemische Wirkung ausübt. In gleicher Weise wie der Bauchspeichel selbst, zeigt auch das aus dem Pancreas eines in Verdauung begriffenen Thieres dargestellte Wasser- oder Glycerinextract (S. 135) chemische Wirksamkeit.

Zunächst wandelt das Pancreasferment oder eins der Pancreasfermente Stärke ausserordentlich energisch in Dextrin und Zucker um, und zwar erfährt nicht nur gequollene Stärke, Stärkekleister, sondern auch rohes Stärkemehl verhältnissmässig schnell diese Umsetzung. Weder Zutritt von Magensaft, noch der von Galle vermag diese fermentative Wirkung erheblich zu beeinträchtigen.

Auf die Nahrungsfette wirkt der Bauchspeichel (oder das Pancreasextract) in doppelter Weise, physikalisch und chemisch ein: er vertheilt die Fette zu feinsten Fetttröpfchen, bildet damit eine sogenannte Emulsion, eine undurchsichtige Flüssigkeit von weissem milchartigen Aussehen, und zerlegt, nach dem Funde von Cl. Bernard (1849), die Fette in ihre Paarlinge, Fettsäuren und Glycerin, ein Vorgang, den man als fermentative Verseifung bezeichnet (S. 123).

Erwärmt man gut ausgewaschene, neutral reagirende Butter mit einigen Tropfen alkalischen Bauchspeichels unter Zusatz von etwas Lakmuslösung auf 35° C., so färbt sich die blaue Mischung in kurzer Zeit roth, indem durch den Bauchspeichel aus dem Butterfett Buttersäure abgespalten wird. Die Röthung wird bei weiterer Digestion immer stärker, zum Beweis, dass die Fettspaltung nicht nur bei alkalischer, sondern sogar bei schwach saurer Reaction des Gemisches erfolgt.

Die Fette sind in Wasser unlöslich; schüttelt man Wasser anhaltend mit flüssigem Fett, z. B. Olivenöl oder Leberthran, so gelingt es zunächst, das Oel durch die ganze Flüssigkeit gleichmässig zu vertheilen, zu emulgiren; sobald man mit dem Schütteln nachlässt, beginnen die Fetttröpfchen vermöge ihrer geringeren Dichte an die Oberfläche zu steigen, zusammenzufliessen, und bald lagert über dem Wasser eine gelbe Oelschicht. Um das schnelle Zusammenfliessen und Aufsteigen der mittels Schüttelns durch die ganze Flüssigkeit gleichmässig verbreiteten Oeltröpfchen zu verhindern, giebt man der die Fetttröpfchen tragenden Grundflüssigkeit, dem sog. Menstruum, eine schleimige, colloide Beschaffenheit, indem man die Fette, anstatt in Wasser, in

einer Lösung von Gummi oder Hühnereiweiss suspendirt. Mit solchen unechten Lösungen gelingt es, Fette und Oele durch Verreiben oder Schütteln so fein zu vertheilen, dass die Fetttröpfchen längere Zeit in der Flüssigkeit suspendirt bleiben. Doch allmälig, schon im Verlauf von $\frac{1}{2}$—1 Stunde, steigen auch aus solch' colloidem Menstruum die Oeltropfen an die Oberfläche der Flüssigkeit. Die weisse Farbe solcher Emulsionen kommt dadurch zu Stande, dass das Licht an der Oberfläche jedes einzelnen dieser unzähligen kleinen Tröpfchen ausserordentlich stark reflectirt wird. Solche Emulsionen finden sich natürlich vorgebildet in der Milch vor, deren Fetttröpfchen (Butterkügelchen) beim ruhigen Stehen allmälig an die Oberfläche steigen und dann den Rahm bilden, ferner in vielen Pflanzensäften, z. B. im Milchsaft der Ficoideen, aus dem der Kautschuk gewonnen wird, im Saft des Schöllkrauts, der Wolfsmilch u. A. Haltbarer als die Emulsionen in colloiden Menstruen sind die, welche mit ganz verdünnten ($\frac{1}{4}$—$\frac{1}{2}$ proc.) Aetzkali- oder Alkalicarbonatlösungen bereitet sind. Allein zur Herstellung derartiger Emulsionen bedarf es solcher Fette, wie wir sie in der Regel als Nahrungsfette schon präformirt zu uns nehmen, d. h. nicht (chemisch) reiner Naturfette, sondern solcher, die durch spontane Zersetzung unter dem Einfluss des Lichtes oder durch die mannigfachen Zubereitungsmethoden, denen z. B. die von uns genossenen fetthaltigen Speisen unterliegen, theilweise zerlegt, ranzig geworden sind, also neben Neutralfett bald mehr, bald weniger an freien Fettsäuren enthalten (S. 116).

v. Brücke hatte gemeint, dass zum Zustandekommen einer Emulsion im Falle ranziger, also freie Fettsäuren enthaltender Fette in alkalischen Flüssigkeiten äussere mechanische Kräfte, mindestens ein Schüttelstoss erforderlich ist. Dagegen hat Gad gezeigt, dass schon bei blosser Berührung von ranzigem Oel, z. B. Leberthran, mit einer $\frac{1}{4}$—$\frac{1}{2}$ proc. Sodalösung, ohne weitere mechanische Kräfte, sich die schönste milchartige Emulsion bildet und zwar in solcher Menge, als man unter Anwendung äusserer mechanischer Kräfte erhalten würde. Es verbindet sich nämlich die zwischen den Fetttröpfchen vorhandene Fettsäure vermöge ihrer chemischen Affinität mit dem Alkali zu Seife, und von dieser Seifenlösung wird das übrige Oel nach und nach emulgirt. Ist im Verhältniss zu den Fettsäuren zu wenig Soda vorhanden, so kann von der Seifenlösung, nach I. Munk, der Ueberschuss der freien Fettsäuren als solcher emulgirt werden. Wenn nun aber neutrales (fettsäurefreies) Fett, der Einwirkung des aus Pancreasfisteln gewonnenen Secretes ausgesetzt, die Eigenschaft erlangt, bei blosser Berührung mit alkalischen Flüssigkeiten eine gute Emulsion zu liefern, so ist diese Wirksamkeit darauf zurückzuführen, dass durch das fettspaltende Ferment des Pancreas aus dem Neutralfett allmälig Fettsäuren abgespalten werden. Die Güte des Emulgirvermögens des Bauchspeichels ist wohl von dem Zusammentreffen dreier, jene Fähigkeit begünstigenden Momente abhängig; einmal von der Viscosität (Zähigkeit, Klebrigkeit) des Bauchspeichels infolge seines reichlichen Gehaltes an Eiweiss, sodann von seinem

Gehalt an alkalischen Stoffen (Alkalicarbonate) und endlich von seinem Gehalt an freien Fettsäuren und an den Seifen, die sich durch Verbindung der durch das Pancreasferment aus dem Fett abgespaltenen Fettsäuren mit dem Alkali des Bauchspeichels selbst und, im Körper innerhalb des Darmrohres, mit den Alkalien der Galle und des Darmsaftes bilden. Auch die Galle giebt vermöge ihres Gehaltes an gallensauren Alkalien und Seifen mit ranzigem Fett eine Emulsion, die indess schlechter, weniger haltbar ist, als die durch den Bauchspeichel hergestellte. Dagegen stört die Galle nicht nur nicht die fettspaltende Wirkung des Bauchspeichels, vielmehr befördert sie sogar nach Nencki die Fettspaltung, indem bei Zusatz von Galle $2^1/_2$—3mal mehr Fett gespalten wird, als ohne Galle.

Auf die unlöslichen Eiweisskörper wirkt der Bauchspeichel oder das Pancreasextract eines in der Verdauung begriffenen Thieres sehr energisch lösend und zwar, da hier eine freie Säure nicht vorhanden ist, ohne vorgängige Quellung, vielmehr erweist sich Zusatz von kohlensaurem Alkali, welches ja auch im Bauchspeichel vorkommt, als die Verdauung beschleunigend; am besten geht die Fibrinverdauung in einem Pancreasauszuge vor sich, der etwa 1 pCt. Natriumcarbonat enthält. Das eiweisslösende oder besser eiweissspaltende Ferment nennt Kühne: Trypsin. Unter der Einwirkung des Bauchspeichels auf Fibrin entstehen zunächst Globuline (S. 12), sodann Albumosen und Peptone. Die durch das Pancreas gebildeten Peptone unterscheiden sich von den Magenpeptonen (S. 136) in einzelnen, doch nicht sehr wesentlichen Eigenschaften: sie sind gleichfalls in Wasser löslich und geben, mit Natronlauge und tropfenweise mit einer dünnen Kupferlösung versetzt, in der Kälte eine tiefrothe bis purpurrothe Farbenreaction. Alsdann treten eine Reihe von amidartigen Körpern auf, sog. Amidosäuren: Leucin (Amidocapronsäure), Tyrosin (Phenyloxyamidopropionsäure), Asparaginsäure (Amidobernsteinsäure), Glutaminsäure (Amidopyroweinsäure) u. A. Weiterhin treten in einem alkalischen Pancreasgemisch tiefer greifende Zersetzungen unter mächtiger Gasentwickelung und Dunkelfärbung der Flüssigkeit auf, die sich für den Geruch schon als Fäulnisswirkungen documentiren. Es entstehen eine Reihe flüchtiger Fettsäuren, ferner, was besonders hervorzuheben ist, eine Reihe von, der aromatischen Gruppe angehörigen Verbindungen (S. 173): Phenol, Indol und Scatol, welch' letzteren beiden das Gemisch seinen eigenthümlichen äusserst penetranten fäcalartigen Geruch verdankt. Der Bauchspeichel und der wässrige Pancreasauszug bilden bei alkalischer Reaction eine ausserordentlich günstige Brutstätte für die rapide Entwickelung der fast überall in der Luft schwebenden, sowie mit den Nahrungsmitteln eingeführten Fäulnisskeime, daher man auch in einem alkalisch gemachten wässrigen Pancreasauszuge so ausserordentlich rasch, besonders bei Bluttemperatur (ca. 40°), Fäulnissprocesse

auftreten sieht. Auf diese durch das Pancreas angeregten und unterhaltenen Fäulnisswirkungen gehen wir besser bei der Frage von der Umwandlung und den weiteren Schicksalen der Nährstoffe im Darm ein; dort (S. 172) sollen auch die einzelnen hierbei gebildeten Producte besprochen werden. Schwach saure Reaction des Gemisches stört zwar kaum die Trypsinwirkung, verzögert aber den Eintritt bezw. den Ablauf der Fäulniss.

Nach Heidenhain enthält das lebende Pancreas nicht Trypsin präformirt, sondern nur eine Vorstufe desselben, das sog. Trypsinogen, aus dem unter gewissen Bedingungen das Trypsin erst abgespalten wird. Das unmittelbar nach der Tödtung des Thieres hergestellte Glycerinextract des Pancreas verdaut Fibrin nicht; durch 24stündiges Liegen an der Luft, Verdünnen des unwirksamen Glycerinauszuges mit vielem Wasser, Behandeln des Pancreas mit Alkohol in der Wärme wird das Trypsin abgespalten.

Leucin $C_6H_{13}NO_2$, Amidocapronsäure $C_5H_{10}(NH_2).COOH$, findet sich ausser als Bestandtheil des Pancreas und seines Saftes noch in der Leber, Milz u. A., entsteht auch bei längerem Kochen von Eiweiss mit verdünnten Mineralsäuren oder beim Schmelzen mit Aetzkali. Perlmutterglänzende Blättchen, löslich in Wasser, fast unlöslich in kaltem Alkohol und Aether. Aus der heissen alkoholischen Lösung fällt es beim Erkalten krystallinisch aus. Es verbindet sich sowohl mit Säuren als mit Basen. Beim Erhitzen mit Jodwasserstoff zerfällt es zu Ammoniak und Capronsäure.

Tyrosin $C_9H_{11}NO_3$, seiner (durch Synthese von Erlenmeyer und Lipp festgestellten) Constitution nach eine Phenyloxyamidopropionsäure $C_6H_4.HO.CH_2.CH(NH_2).COOH$, findet sich meist in Begleitung von Leucin und entsteht wie letzteres aus dem Eiweiss beim Kochen mit Säuren. Weisse lange Nadeln, schwer löslich in kaltem, ziemlich leicht löslich in kochendem Wasser, unlöslich in Alkohol und Aether. Erhitzt man eine sehr verdünnte Lösung von Tyrosin mit salpetersaurem Quecksilberoxyd, das eine Spur salpetrigsauren Oxyds enthält (Millon's Reagens), so färbt sie sich schön roth, weiterhin entsteht ein braunrother Niederschlag. Diese Reaction ist ausserordentlich empfindlich.

Asparaginsäure $C_4H_7NO_4$, Amidobernsteinsäure $C_2H_3(NH_2).(COOH)_2$. Seidenglänzende rhombische Krystalle, in kaltem Wasser und Weingeist schwer, in siedendem Wasser leicht löslich. Sie entsteht ebenfalls bei der Zersetzung von Eiweiss-, Leim- und Hornstoffen durch verdünnte Schwefelsäure.

Auch bei der ohne Mitwirkung des Pancreas, durch die Fäulnisskeime der Luft allein angeregten Fäulniss des Eiweiss entstehen Peptone, Amidosäuren, Indol, Phenol etc. Man hat daher eine specifische Wirkung des Trypsin ganz leugnen und alle bei der Pancreasverdauung gebildeten Substanzen als Fäulnissproducte deuten wollen. Dass jedoch die Bildung von Peptonen und Amidosäuren auf Trypsinwirkung zurückzuführen ist, geht nach Kühne daraus hervor, dass in einem Pancreasextract, in welchem vermöge des Zusatzes von Salicylsäure ($^1/_3$ pCt.) Fäulnissvorgänge nicht

auftreten, Peptone und Amidosäuren als Verdauungsproducte nachweisbar sind.

Auf die Albuminoide wirkt das Trypsin in verschiedenem Grade ein. Leim wird gelöst und in sog. Leimpeptone verwandelt, dagegen die leimgebende Substanz (Bindegewebe) nicht direct, sondern erst, wenn sie mit warmem Wasser behandelt oder durch verdünnte Säuren gequollen ist. Die elastische Substanz und die Membranen der Fettzellen werden ebenfalls gelöst. Dagegen ist Trypsin auf Hornsubstanz und Chitin ohne Einfluss. Oxyhämoglobin wird von Trypsin unter Abspaltung von Hämatin gelöst und in Pepton übergeführt. Dagegen wird das (reducirte) Hämoglobin nach Hoppe-Seyler weder durch Trypsin, noch durch Fäulniss angegriffen.

Darmsaft.

Im ganzen Verlauf des Dünn- und Dickdarms tritt zu den bereits besprochenen Secreten noch der sog. Darmsaft hinzu, welcher von den durch die ganze Schleimhaut dichtgedrängt stehenden kleinen tubulösen Drüsen, den Lieberkühn'schen Drüsen geliefert wird. Daneben finden sich, am reichlichsten im Anfangstheil des Duodenum, doch auch durch das ganze Duodenum verbreitet (beim Pferde, wenn auch sparsamer, sogar im Anfangstheil des Jejunum etwa bis 7 Meter hinter dem Pylorus) die in die Submucosa eingebetteten, aus vielfach verzweigten Gängen bestehenden tubulösen Brunner'schen Drüsen. Den Darmsaft frei von Beimengung der Galle und des Bauchspeichels zu erlangen, gelingt noch am besten durch Anlegung einer Darmfistel.

Von einer Dünndarmschlinge wird ein etwa 30—50 Ctm. langes Stück ausgeschnitten, das zurückgebliebene obere und untere Darmende mit einander genau vernäht, so dass der Darm wegsam bleibt und nur um das ausgeschnittene Stück verkürzt ist. Das aus seiner Continuität getrennte, aber in Verbindung mit seinem Mesenterium gelassene Darmstück wird sorgfältig entleert, dann das eine Ende durch die Naht verschlossen, die Ränder des anderen offenen Endes in die Wunde der Bauchwand eingenäht und mit ihr zum Verheilen gebracht (Thiry'sche Fistel); oder man leitet beide offene Enden des ausgeschnittenen Bauchstückes nach aussen und lässt beide in der Bauchwunde einheilen (Vella'sche Fistel). Man hat so eine vom übrigen Darm isolirte, nach aussen sich öffnende Darmschlinge, in welcher der sich ansammelnde Inhalt dem Secret der Lieberkühn'schen (und event. der Brunner'schen) Drüsen entstammt.

Bei nüchternen Thieren findet fast keine Absonderung statt; die Secretion beginnt, nach Heidenhain, schon in der 1. Verdauungsstunde, der Höhepunkt schwankt zeitlich je nach der Menge und Beschaffenheit der Nahrung und fällt meist auf die 6.—7. Stunde. Injection von 0,1 proc. Salzsäure, also von dem Säuregrad des aus dem Magen in den Darm übertretenden Chymus, steigert die Secretion. Der in spärlicher Menge gewonnene Saft ist nach Röhmann, je nachdem er von den oberen oder unteren Dünndarmpartieen herrührt, bald schleimig, gallertähnlich, bald

mehr dünnflüssig und mit gallertähnlichen Klümpchen durchsetzt, stark alkalisch, von ca. 1,01 spec. Gewicht mit $1\frac{1}{4}$—$2\frac{1}{2}$ pCt. fester Stoffe. Neben in der Hitze gerinnbarem Eiweiss findet sich darin Mucin, unter den anorganischen Salzen vorwiegend Natriumcarbonat, zu 0,4 pCt. (daher der Saft mit Säuren aufbraust) und Kochsalz. Die Untersuchungen von Demant, Frick, K. B. Lehmann u. A. haben eine nennenswerthe verdauende Einwirkung des Darmsaftes von Carni-, Herbi- und Omnivoren weder auf Eiweisskörper noch auf Fette constatiren können. Am ehesten noch wird Stärkekleister vom Darmsaft in Zucker übergeführt und Rohrzucker invertirt, d. h. in ein Gemenge von (stark reducirendem) Trauben- und Fruchtzucker umgewandelt (S. 117). Die Bedeutung des Darmsaftes ist, abgesehen von seiner, den Bauchspeichel unterstützenden diastatischen und seiner invertirenden Wirksamkeit, einmal in dessen hohem Gehalt an Natriumcarbonat zu suchen, insofern dieser zur Neutralisrrung und Alkalisirung des sauren Chymus, sowie zur Seifenbildung mit den vom Bauchspeichel abgespaltenen Fettsäuren und damit auch zur Emulgirung des Fettes (S. 164) beiträgt, sodann nach Hoppe-Seyler in dem Mucingehalt, insofern das Mucin durch Fäulniss nicht angegriffen wird, eine schützende Decke für die Darmepithelien bildet und das Gleiten der festen Massen im Darm und die leichte Fortbewegung derselben befördert.

Darmverdauung.

Schicksale der aus dem Magen in den Darm übergetretenen Nährstoffe. Das salzsaure Gemisch der gelösten und ungelösten Stoffe, das als Chymus (S. 141) in das Duodenum übertritt, trifft sehr bald mit der Galle zusammen. Infolge der sauren Reaction wird zunächst aus den gallensauren Alkalien die schwer lösliche Glycocholsäure, ferner das Mucin ausgefällt, und damit fallen auch die in der Galle nur durch die gallensauren Alkalien in Lösung gehaltenen Stoffe, das Bilirubin und Cholesterin nieder und bilden einen dicken zähen harzigen gelben Niederschlag, welcher der Dünndarmschleimhaut anhaftet. Andererseits fällt die infolge der sauren Reaction frei gewordene Taurocholsäure, nach Maly, die nicht peptonisirten Eiweisskörper, das coagulirte Albumin und das Acidalbuminat quantitativ aus (nur die Albumose, Propepton [S. 136] und die Peptone bleiben in Lösung) und damit auch das Pepsin, das, wie alle Fermentstoffe, sich feinvertheilten Niederschlägen anderer Substanzen, die in seinen Lösungen erzeugt werden, hartnäckig anhängt. Mit der Ausfällung des Pepsins hört dessen fernere Wirksamkeit auf; dieser Umstand ist deshalb von Bedeutung, weil Pepsin in saurer Lösung die Wirkung des Pancreasferments, des Trypsin aufhebt, das Trypsin so zu sagen verdaut. Von diesem Momente ab beginnt die Trypsinverdauung, welche

auch in schwach sauren Lösungen vor sich geht (S. 166). Indess darf man der eben geschilderten Wirkung der Galle auf den Chymus für die weitere Verdauung keine entscheidende Bedeutung zuerkennen, weil, wie die Erfahrungen an Gallenfistelthieren, bei denen keine Spur Galle in den Darm gelangt, lehren, diese Wirkung der Galle auf den Chymus fortfallen kann, ohne dass dadurch sichtbare Nachtheile hervorgerufen werden. Die saure Reaction des Gemisches von Chymus und Galle geht auf dem Wege vom Duodenum bis zum Ileum infolge der Sättigung der freien Säure durch das Alkali des zuströmenden Bauchspeichels und Darmsaftes in die neutrale und weiterhin in die alkalische über. Sobald die Reaction alkalisch wird, löst sich der harzige Gallenniederschlag allmälig wieder, auch das niedergeschlagene, etwa noch vorhandene Pepsin geht wieder in Lösung, aber, obwohl nun gelöst, kann es doch seine Wirksamkeit nicht mehr entfalten, noch die Trypsinverdauung beeinträchtigen, fehlt es doch an freier Säure, die zur Wirksamkeit des Pepsins unbedingt erforderlich ist. Der Speisebrei zeigt im Anfang des Dünndarms an verschiedenen Stellen und in verschiedenen Schichten eine wechselnde Reaction: zuerst überall sauer, wird er allmälig in den der Darmwand anliegenden Partien neutral, weiterhin auch alkalisch, während die innersten, der Mitte des Darmlumens nächsten Schichten noch saure Reaction darbieten können, bis schliesslich in allen Schichten des Speisebreies neutrale bis alkalische Reaction nachweisbar ist. Bei den Carnivoren erhält sich bei reiner Fleischfütterung die saure Reaction des Darminhaltes auf lange Strecken des Dünndarms, 25—35 Ctm. unterhalb des Pylorus. Dasselbe ist beim Menschen nach v. Nencki auch bei gemischter Kost der Fall; hier rührt die saure Reaction von Essigsäure und Milchsäure, die durch saure Gährung der Kohlehydrate (S. 123, 148) frei werden, nie von Salzsäure her. Im Dünndarm finden dann diejenigen Veränderungen des Speisebreies statt, welche der Bauchspeichel herbeizuführen vermag: sowohl die gequollene als die rohe Stärke, soweit diese aus Pflanzenzellen extrahirbar ist, wird in Zucker, ein Theil davon weiter in Essigsäure und Milchsäure verwandelt, das noch unangegriffene Eiweiss geht in Peptone, weiterhin in Leucin und Tyrosin über, die Fette werden theils gespalten, theils emulgirt, sodass ein grosser Theil der bisher noch unangegriffenen Nährstoffe des Speisebreies in lösliche oder doch zum Uebergang in die Körpersäfte geeignete feinste Tröpfchenform übergeführt wird. Von dem gesammten Nahrungseiweiss werden, nach v. Nencki's Beobachtungen an einer Darmfistel beim Menschen, im Dünndarm volle $^6/_7$ verdaut und in die Säfte übergeführt, sodass höchstens noch $^1/_7$ für den Dickdarm übrig bleibt. Um die Leistung der Darmverdauung gebührend zu schätzen, erinnere man sich, dass bei geeigneter Auswahl der Nahrung auch der Ausfall der Magenthätigkeit die Verdauung nicht nachweislich beeinträchtigt (S. 140).

Länge und Capacität des Darmcanals bei den Säugethieren. Es verhält sich die Länge des Darmcanals zur Körperlänge, von der Nase bis zum After gemessen, bei

Schaf und Ziege wie	26 : 1	Mensch[1] . . wie	9 : 1
Rind . . . . . „	20 : 1	Hund . . . . „	5 : 1
Schwein . . . „	16 : 1	Katze . . . . „	4 : 1
Pferd . . . . „	12 : 1		

Demnach ist der Darm der Herbivoren ausserordentlich viel länger, als der der Omnivoren und Carnivoren. Nur das Pferd macht eine Ausnahme, insofern sein Darm verhältnissmässig kürzer ist, als der des Schweins; dafür sind beim Pferdedarm die Weite, die Capacität und die Ausbuchtungen stärker entwickelt, als beim Schwein. Vergleicht man die Capacität des Darmcanals (excl. Magens), so findet man für das

Rind	80 Liter
Pferd	200 „
Schwein	27 „
Hund	8 „

Hier stossen wir auf die grösste Capacität beim Darm der Herbivoren, auf die kleinste bei den Carnivoren, in der Mitte zwischen beiden stehen die Omnivoren. Dass die Capacität des Pferdedarms $2^1/_2$ mal so gross ist, als die des Rinderdarms, kann nicht befremden, wenn man sich erinnert, dass dafür die Mägen des Rindes eine Capacität von ca. 200 Liter besitzen, während die des Pferdemagens nur 10—18 Liter beträgt, sodass die Capacität des Magens und Darms beim Rind immer noch grösser ist, als beim Pferde. Dem gegenüber beträgt die Oberfläche der Darmschleimhaut beim

Rind	15 Q.-Mtr.
Pferd	15,5 „
Schwein . .	3 „
Hund	0,5 „

Auch hier rangirt der Herbivorendarm zu oberst, der der Carnivoren zu unterst, der der Omnivoren steht in der Mitte. Schon bei der allgemeinen Betrachtung der Aufgaben, welche den mechanischen und chemischen Hülfsmitteln für die Verdauung zugedacht sind (S. 120), ist angedeutet worden, weshalb die in feste Cellulosekapseln eingeschlossenen und daher schwer auszulaugenden pflanzlichen Futtermittel eines so viel längeren Aufenthaltes im Darm behufs Extraction der für den Körper verwerthbaren Stoffe benöthigen. Die ausserordentlich grosse Länge und Capacität des Herbivorendarms sichert das längere Verweilen der Futterstoffe, ferner können die lange Zeit hindurch im Darm angehäuften Futtermassen allen den weiteren chemischen Processen unterliegen, die im Darmcanal, begünstigt durch den Bauchspeichel und die mit der Luft, wie mit dem Futter eingeführten Gährungs- und Fäulnisskeime auftreten; es sind dies die Fäulnissprocesse (S. 172), deren wir schon beim Bauchspeichel als im Gefolge seiner länger dauernden Einwirkung auf die organischen Nährstoffe gedacht haben.

---

[1]) Das häufig angeführte Verhältniss 6:1 bezieht sich auf die Länge des Darms zur gesammten Körperlänge (vom Scheitel bis zur Sohle) und ist daher beim Vergleich mit den anderen Säugethieren nicht verwerthbar.

Darmperistaltik. Während der Speisebrei im Dünndarm chemischen Veränderungen unterliegt, wird er, gleichwie dies bei der Speiseröhre beschrieben worden ist (S. 133), durch peristaltische Bewegungen der glatten Muskelfasern der Darmwand in der Richtung vom Pylorus zum Dickdarm langsam und allmälig fortbewegt, und zwar bilden die Contenta, auch die gasförmigen, den Bewegungsreiz, daher ceteris paribus eine absolute leere Darmschlinge nach Nothnagel auch in Ruhe bleibt. Daneben aber verschwindet, wie dies schon im Magen der Fall ist, ein Theil der in Lösung gegangenen Stoffe aus dem Darmrohr; er geht, wie weiterhin noch eingehender betrachtet werden soll, durch die Darmwand hindurch in die Körpersäfte über. Es nimmt also die Menge des Speisebreies auf dem Wege vom oberen zum unteren Darmende hin successive und allmälig ab. Bei den Carnivoren scheint in dieser Hinsicht ein eigenthümliches Verhältniss obzuwalten. Denn gleichviel zu welcher Zeit der Verdauung man einen mit Fleisch gefütterten Hund untersuchen mag, niemals findet man seinen Dünndarm, wie bei den Omnivoren und vollends den Herbivoren, mit Inhalt prall gefüllt, auch auf der Höhe der Verdauung zwischen der 3. und 10. Stunde nach der Futteraufnahme zu einer Zeit, wo die Resorption lebhaft im Gange ist, findet man keinen wesentlichen, das Darmrohr erfüllenden Inhalt, nur einen gallig gefärbten, zähen, der Wandung anhaftenden Belag. Der Dünndarm erscheint daher nicht als ein gefülltes Rohr, sondern als ein mehr oder weniger abgeplatteter Cylinder (Jejunum oder Leerdarm). Es macht dies den Eindruck, als ob hier eine Regulationsvorrichtung eigenthümlicher Art bestände, infolge deren nur so viel aus dem Magen in den Darm geworfen wird, als dieser verarbeiten und durch seine Wand hindurchtreten lassen kann, daher niemals ein beträchtlicher Inhalt das Lumen des Dünndarms erfüllt. Was die Schnelligkeit des Durchganges des Chymus durch den Dünndarm anbetrifft, so haben die Beobachtungen an Darmfisteln beim Menschen gelehrt, dass frühestens nach 2 Stunden der Chymus die Grenze des Dickdarms erreicht.

Gährungsprocesse im Darm. Je weiter der Speisebrei im Dünndarm nach abwärts rückt, desto mehr gehen die eigentlichen Verdauungsvorgänge in Gährungs- und Fäulnissprocesse über, und zwar trifft hier im Allgemeinen die Regel zu, dass diese Processe nur in geringem Umfange bei den Carnivoren, reichlicher schon bei den Omnivoren, in sehr grosser Extensität bei den Herbivoren ablaufen. Die aus niederen Lebewesen (organisirte Fermente) bestehenden Gährungserreger entstammen der Aussenwelt; sie werden mit der Nahrung und mit der verschluckten Luft in den Darm eingeführt, kommen daher im Darm des Fötus, wenigstens bis zur Geburt, nicht vor. Der Hauptsitz dieser Gährungen ist bei Pflanzenfressern der Dickdarm, und zwar dessen erster Abschnitt, der Blinddarm.

Es zeigt sich hier das interessante Verhältniss, dass bei denjenigen Thieren, welche, wie die Wiederkäuer, Vormägen besitzen, in denen die Futterstoffe länger verweilen und Macerations- und Gährungsprocessen unterliegen (S. 148), nur ein kurzer Blinddarm vorhanden ist; bei denjenigen Herbivoren aber, welche nur einen einfachen Magen haben, wie z. B. die Einhufer, und bei denen die Futterstoffe in kurzer Zeit den Magen und Dünndarm passiren, sich ein ausserordentlich entwickelter Blinddarm findet, beim Pferde ein solcher von 1 Meter Länge und bis zu 30 Liter Capacität, also fast der doppelten Capacität des Magens. Hier kommt aber noch das die Gährungen begünstigende mechanische Moment hinzu, dass die Futtermassen, welche schon in 12—20 Stunden in den Blinddarm gelangen, dort 24 Stunden stagniren, ehe sie aus dem Blindsack des Coecum wieder in das Colon gelangen und weiter abwärts fortbewegt werden.

Beim Menschen und bei den Fleischfressern ist der Hauptsitz dieser, im Verhältniss zu den Herbivoren, nur wenig umfangreichen Fäulnissprocesse der aufsteigende und quere Abschnitt des Dickdarms, während die Gährung der Kohlehydrate schon im Dünndarm vor sich geht. Sobald die Salzsäure des Magenchymus durch die Alkalien der zuströmenden Galle, des Bauchspeichels und Darmsaftes abgestumpft ist (S. 140), können gewisse aus der Luft und Nahrung stammende Microorganismen einen Theil vom Amylum resp. Dextrin und Zucker des Chymus in saure Gährung (S. 123) überführen, wobei der Hauptsache nach Essigsäure $C_2H_4O_2$ und Milchsäure $C_3H_6O_3$ entstehen; dadurch wird die Reaction im Dünndarm des Menschen bei gemischter Kost in der Regel wieder sauer (S. 169), und das hat den nicht zu unterschätzenden Vortheil, dass durch jene organischen Säuren, in gewissem Grade auch durch die aus den gallensauren Salzen frei gewordenen Säuren, die eigentliche Eiweissfäulniss, die werthvolles Nahrungsmaterial zu werthlosen Produkten umsetzt, gehemmt wird und erst sich entwickeln kann, wenn im Anfang des Dickdarms die saure Reaction neutralisirt und alkalisirt wird.

Die Fäulniss- und Gährungsprocesse werden begünstigt durch einen reichlichen Wassergehalt, alkalische Reaction des Gemisches, Gegenwart des Bauchspeichels, Abwesenheit von Sauerstoff bez. Luft, höhere Temperatur (um 40° C.), alles Momente, welche der Darm der Omnivoren und des Menschen meist, der der Herbivoren ausnahmslos darbietet. So weit also die im Speisebrei enthaltenen Stoffe noch nicht gelöst und aus der Darmhöhle verschwunden sind, unterliegen sie den Gährungsprocessen.

Bei der Fäulniss des Eiweiss entstehen im Darm, wie ausserhalb des Körpers, ausser Amidosäuren (S. 165) und Ammoniak, Essig-, Butter-, Valerian- und Bernsteinsäure, Kohlensäure, Wasserstoff und Schwefelwasserstoff, nach den Untersuchungen von v. Nencki, Baumann, Salkowski, Brieger u. A., Phenol, resp. Kresol, Indol, Scatol, Phenylessigsäure, Phenylpropionsäure (Hydrozimmtsäure), sämmtlich Körper der aromatischen Reihe,

deren Bildung durch die Fäulniss um so merkwürdiger ist, als diese Substanzen schon in geringen Mengen fäulnisswidrig, antiseptisch wirken; wahrscheinlich wird weiterhin durch sie die Fäulniss verzögert, bez. zum Stillstand gebracht.

Phenol (Carbolsäure) C_6H_6O, das Hydroxyl des Benzol $C_6H_5.OH$, in weissen Nadeln und langen Prismen krystallisirend, in Wasser zu 6 pCt. löslich, leicht löslich in Alkohol, giebt mit Eisenoxydsalzen eine violette Färbung, die durch Säuren aufgehoben wird, und mit Bromwasser einen Niederschlag von weissem Mono- und Dibromphenol; fügt man weiter Bromwasser hinzu bis zur schwachen Gelbfärbung des Gemisches, so entsteht Tribromphenol $C_6H_2Br_3.OH$. Die Bromreaction gelingt noch bei 1 Th. Phenol auf 50000 Th. Wasser.

Kresol C_7H_8O, das Methylsubstitutionsproduct des Phenol $C_6H_4(CH_3).OH$, farblose Prismen von phenolartigem Geruch, in Wasser schwer löslich, gibt mit Eisenoxydsalzen eine blaue Färbung.

Indol C_8N_7N, in Wasser sehr schwer, in Alkohol und Aether leicht löslich, färbt sich in Wasser gelöst mit verdünnter rauchender Salpetersäure blutroth und giebt bei grösserer Concentration eine rothe Fällung von Nitrosoindol.

Scatol C_9H_9N, eine weisse krystallinische Substanz, in Wasser noch schwerer löslich als Indol. Seine wässrige Lösung giebt, mit verdünnter rauchender Salpetersäure versetzt, eine milchige Trübung. Beim Durchleiten von Scatol durch ein glühendes Rohr entsteht Indol. Beide Stoffe können nach A. Bayer auch aus Indigo dargestellt werden.

Ein Theil der bei der Gährung der Kohlehydrate entstandenen Säuren, hauptsächlich Essig- und Milchsäure (daneben auch etwas Propionsäure $C_3H_6O_2$, Buttersäure $C_4H_8O_2$, Capronsäure $C_6H_{12}O_2$ und auch höher constituirte feste Fettsäuren) bleibt in dem Fäulnissgemisch nur vorübergehend bestehen; so zerfällt Essigsäure, wenn auch schwer, in Kohlensäure und Grubengas, Milchsäure in Buttersäure, CO_2 und H (S. 148). Längere Zeit erhalten sich die höher constituirten Fettsäuren unzersetzt.

Die Fette endlich, soweit sie nicht aus dem Darmrohr verschwunden sind, zerfallen durch Gährungsprocesse (wie durch den Bauchspeichel) in ihre Paarlinge: Fettsäuren und Glycerin, von denen die ersteren nicht weiter angegriffen werden, während das Glycerin, wie es scheint, analoge Umsetzungen, wie die Kohlehydrate, erleidet. Residuen der Fettsäuren, soweit sie nicht durch die Darmwand in den Körper übergetreten sind, verbinden sich mit den im Darm vorhandenen Erdsalzen zu Kalk- und Magnesiaseifen, die sich denn auch zumeist im Koth vorfinden.

Reductionsvorgänge. Der bei der Eiweissfäulniss und der Buttersäuregährung der Kohlehydrate frei werdende Wasserstoff wirkt in statu nascenti kräftig reducirend; infolge davon werden die letzten Reste des Luftsauerstoffes in Wasser verwandelt, im Chymus vorhandene Sulfate zu Sulfiden ($FeSO_4$ zu FeS), Oxyde zu Oxydulen (Fe_2O_3 zu FeO) reducirt. Der bei der

Eiweissfäulniss frei werdende H_2S wandelt Metallsalze in Sulfide um, so Quecksilbersalze, z. B. Hg_2Cl_2 zu Sehwefelqueeksilber HgS.

Dureh die Fäulniss- und Gährungsprocesse werden nur wenig angegriffen: die Mucine (Schleimstoffe des Speichels, der Magen- uud Darmschleimhaut, der Galle nnd des Darmsaftes) und die Nucleine, die Hauptbestandtheile der Zellkerne, welche sieh in der eingeführten Nahrung und in den sieh abstossenden Darmepithelien finden, bez. aus den Nueleoalbuminen (Casein der Milch, S. 138) durch den Magensaft abgespalten werden.

Bei der Mannigfaltigkeit, in der die Fäulnissprocesse mit und neben einander ablaufen können, ist leicht verständlich, dass die Reaction des Darminhaltes an verschiedenen Stellen sich versehieden erweist. Häufig in der Nähe der Darmwand alkalisch, zeigt der Darminhalt in der Mitte saure Reaction, insbesondere nach einer an Amylaceen reichen Nahrung infolge der sauren Gährung der Kohlehydrate. Sehr bemerkenswerth ist es indess, dass der Inhalt des so geräumigen Blinddarmes beim Pferde in der Regel eine alkalisehe Reaction darbietet; es findet also in der Norm die saure Gährung der Kohlehydrate darin nur in so beschränktem Maasse statt, dass die gebildeten Säuren durch das Alkali der Galle, des Bauehspeiehels und des Darmsaftes bezw. NH_3 des faulenden Eiweiss neutralisirt werden können. Dagegen zeigt der Blinddarminhalt des Kaninchens meist eine saure Reaetion.

Je weiter abwärts der Inhalt rückt, desto mehr Wasser verschwindet aus ihm, desto fester wird der Darminhalt, und damit wird den Gährungs- und Fäulnissprocessen eine der für ihr Zustandekommen wirksamsten Bedingungen entzogen. Im Dickdarm erfolgen die peristaltischen Bewegungen langsam, sodass der mehr und mehr eingedickte Inhalt in den durch die halbmondförmigen Schleimhautfalten gebildeten zelligen Ausbuchtungen (Haustra coli) eine Zeit lang liegen bleibt und nur ganz allmälig weiter abwärts rückt.

Wirkung und Schicksale der Galle im Darm. Auf Eiweissstoffe wirkt die Galle gar nicht, auf Stärkekleister nur wenig ein (S. 160). Dagegen befördert die Galle die Emulgirung des Fettes, indem sich ihre Alkalisalze mit den durch den Bauchspeichel aus den Fetten abgespaltenen Fettsäuren zu Seifen verbinden, auch emulgirt die Galle selbst Fette und freie Fettsäuren, wenn auch weniger gut, als der Bauchspeichel. Ferner ist in Anschlag zu bringen, dass bei Gegenwart von Galle die Fettspaltung durch den Bauchspeichel in grösserem Umfange erfolgt, als ohne Galle (S. 165). Die Bedeutung der Galle für die Neutralisirung des sauren Chymus und die durch Ausfällung des Pepsins nunmehr ermöglichte Trypsinverdauung ist gleichfalls gewürdigt worden (S. 168). Hat man einem Hunde, nach vorgängiger Absperrung des Duct. choledochus vom Darm, eine mit der Wunde der Bauchwand zur Verheilung gebrachte Gallenblasenfistel angelegt, sodass sich die Galle nur nach aussen und keine Spur davon in den Darm entleert, so beobachtet man, vorausgesetzt, dass der Hund sonst bei gutem Befinden und Appetit ist, starke Gasentwickelung im

Darm und erschwertes Kothabsetzen; die Excremente werden mangels des Gallenfarbstoffes im Darm fast grauweiss, thonfarben, sehr hart und entwickeln einen penetrant üblen Geruch. Aehnliches beobachtet man, wenn Menschen infolge vorübergehender Störung des Gallenergusses in die Darmhöhle gelbsüchtig, icterisch werden. Ausschluss der Galle vom Darm übt also die Wirkung aus, dass die Contenta den Darm langsamer passiren; es scheint demnach die Galle die Peristaltik des Darms zu beschleunigen und ferner das Ueberhandnehmen der Fäulnissprocesse über ein gewisses Maass hinaus zu beschränken. Da indess die Galle selbst leicht fault, dürfte die Verzögerung der Fäulniss zumeist darauf zurückzuführen sein, dass infolge der durch die Galle angeregten Darmperistaltik die Contenta schneller den Darm passiren, sodass sich nicht eine so starke Fäulniss entwickeln kann, als wenn sie längere Zeit im Darm verweilen. Schwann, dem zuerst (1844) die Anlegung einer permanenten Gallenfistel an zwei Hunden gelungen ist, sah seine Fistelhunde im Laufe von 6 Wochen unter den Erscheinungen allgemeiner Erschöpfung (Marasmus) zu Grunde gehen, nicht anders, als wenn sie verhungert wären, und glaubte daraus schliessen zu dürfen, dass die Galle für die Verdauung unentbehrlich sei. Blondlot hat indess bald danach gezeigt, dass Gallenfistelhunde Jahre lang am Leben erhalten werden können, nur muss man ihnen grössere Futtermengen verabreichen, als für sonst unversehrte Hunde von gleichem Körpergewicht erforderlich sind. Infolge des Ergusses der Galle nach aussen (pro Kilogramm Hund in 24 Stunden etwa 20 Grm. Galle mit 1 Grm. fester Stoffe) erleiden die Thiere mit Gallenfistel einen nicht unbeträchtlichen Verlust an Substanz. Erfolgt auch die Aufnahme des Eiweiss und der Kohlehydrate der Nahrung vom Darm in die Säfte bei Gallenfistelthieren in genau demselben Umfange wie bei gesunden, so tritt doch, wie schon Bidder und Schmidt (1852) gefunden haben, nach Anlegung der Gallenfistel vom Fett der Nahrung erheblich weniger in die Säfte über, als vorher; nach C. Voit und Röhmann beim Hunde, nach Fr. Müller auch beim Menschen höchstens 40—50 pCt., nach I. Munk günstigsten Falles bis zu 70 pCt. vom eingeführten Fett (gegenüber 92—95 pCt. beim normalen Hund und Menschen), daher auch der Koth von Gallenfistelthieren entsprechend reicher an Fett, besonders an den im Darm aus dem Fett abgespaltenen Fettsäuren ist. Andererseits soll nach Minkowski und Abelmann bei Hunden nach Ausrottung des Pancreas das gefütterte Fett, sofern es nicht schon im emulgirten Zustande eingeführt wird, fast vollständig durch den Koth wieder austreten. Indess würde dies in gleicher Weise, wie die Cl. Bernard'sche Beobachtung an Kaninchen, bei denen der Duct. choledochus in den Dünndarm 30 Ctm. oberhalb des Pancreasganges einmündet (S. 161) und der Uebertritt von Fett, erkennbar an den milchig-weissen Lymphgefässen des Darms, erst unterhalb des Pancreasganges erfolgt, nur beweisen, dass die Galle allein,

ohne das Pancreas, die Fettaufsaugung einzuleiten ausser Stande ist, um so mehr, als der umgekehrte Versuch von Dastre, der den Duct. choledochus unterband und die Gallenblase erst in die Mitte des Dünndarms einpflanzte (Gallenblasedünndarmfistel), ergeben hat, dass nach einer fettreichen Nahrung die Lymphgefässe erst unterhalb der Fistel mit milchigem Fett erfüllt waren, somit in der oberen Hälfte des Dünndarms ungeachtet des Zutrittes von Bauchspeichel (ohne Galle) Fett aus dem Darm in die Säfte nicht übergetreten war. Aus alledem geht so viel mit Sicherheit hervor, dass die Galle für den Uebertritt der Fette aus der Darmhöhle in die Körpersäfte eine wesentliche Rolle spielt.

Die in den Darm ergossene Galle unterliegt im weiteren Verlauf ebenfalls der Fäulniss, die Gallensäuren werden in ihre Paarlinge zerlegt und zwar die Taurocholsäure schneller, als die schwerer spaltbare Glycocholsäure, das so frei gewordene Taurin und Glycocoll tritt aus dem Darm höchst wahrscheinlich wieder in den Körper zurück. In der That findet sich in den Fäces der Hunde und Kühe Cholalsäure, zum Theil zerfällt die Cholalsäure durch weitere Zerlegung unter Wasserabspaltung bis zu Dyslysin (S. 155). Das Bilirubin der Galle zerfällt durch den bei der Fäulniss im Darm frei werdenden Wasserstoff zu einem Reductionsproduct, Hydrobilirubin oder Urobilin, das die Gmelin'sche Gallenfarbstoffreaction nicht mehr giebt und beim Harn besprochen werden soll. Indess wird nur ein Theil der Säuren und des Farbstoffes der Galle mit den Excrementen nach aussen geschafft, ein bei weitem grösserer, beim Hunde nach Bidder und Schmidt etwa $^7/_8$ der überhaupt gebildeten Gallensäuren, tritt aus der Darmhöhle wieder in das Blut zurück und gelangt von Neuem in der Leber zur Ausscheidung, sodass demach ein beständiger Gallenkreislauf, ein sog. „intermediärer Gallenkreislauf" von der Leber nach der Darmhöhle und aus dieser durch die Pfortaderwurzeln zur Leber wieder zurück statthat. Diese aus dem Darm in die Leber zurücktretende Galle treibt nach Schiff die Gallensecretion an (S. 157).

Darmgase. Im Dünndarm des Hundes hat Planer 40 pCt. CO_2, 45 pCt. N (Residuum vom N der verschluckten Luft) und etwa 14 pCt. H, herrührend von der Buttersäuregährung der Kohlehydrate (S. 173), gefunden. Bei Fütterung mit den an Kohlehydraten reichen Hülsenfrüchten nahm der H-Gehalt auf Kosten des N bis fast 50 pCt. zu. Im Dickdarm des Hundes überwiegt bei weitem CO_2 (66—98 pCt.), daneben trifft man etwas H und H_2S, letzteren besonders nach Fleischfütterung an. Beim Menschen fand Planer im Dickdarm neben H_2S auch Grubengas CH_4, besonders reichlich (bis zu 13 pCt.) bei Ernährung mit Hülsenfrüchten. Bei Hunden ist Grubengas bisher im Darm nicht beobachtet worden. In dem aufgeblähten Dickdarm eines Pferdes fanden sich 50 pCt. CH_4, 42 pCt. N und 8 pCt. CO_2. Beim Rinde findet sich nach Tappeiner im Dünn- und Dickdarm zumeist CH_4,

demnächst CO_2 und etwas H neben 20—30 pCt. N. CO_2 entstammt theils der Eiweissfäulniss, theils der Buttersäuregährung der Kohlehydrate, theils dem Natriumcarbonat des Bauchspeichels und Darmsaftes.

Beim Rindvieh und bei Schafen tritt nach dem Genuss grünen feuchten Futters, das im Darmcanal in Gährung übergeht, nicht selten eine, Erstickung drohende Gasentwickelung auf (Trommelsucht); in solchen Fällen findet man neben wenig N sehr viel CO_2 und CH_4.

Die längere Zeit im Dickdarm zurückgehaltenen Gase treten auf dem Wege der Diffusion zum Theil in's Blut über und erscheinen so in der Athmungsluft, zum Theil werden sie direct per anum ausgestossen. Hieraus erklärt sich das Vorkommen von H und CH_4 in den gasigen Ausscheidungen der Thiere (S. 76).

Ausstossung des Kothes. Je weiter abwärts der Darminhalt fortschreitet, desto mehr verschwindet von den löslichen oder durch die Verdauungssäfte gelösten Stoffen durch die Darmwand hindurch in die Körpersäfte; es wird also im Dickdarm der Darminhalt mehr und mehr eingedickt. Die unverdauten Residuen der Nahrung bezw. des Futters und Alles, was von den in die Darmhöhle ergossenen Verdauungssäften nicht wieder in den Körper zurückgetreten ist, bilden den Koth, die Fäces oder Excremente, welche durch den After nach aussen gestossen werden. Gelangen die Fäces aus der Dickdarmflexur in den Mastdarm, so entsteht Drang zur Kothentleerung. Durch einen nervösen Akt wird die Bauchpresse (S. 103) in Thätigkeit versetzt, es ziehen sich die Bauchmuskeln und das Zwerchfell gleichzeitig zusammen, das Zwerchfell steigt nach abwärts (resp. nach hinten) und durch den Druck der Bauchpresse auf den Mastdarminhalt werden die Kothmassen nach unten gedrängt. Es verkürzt sich auch gleichzeitig der Musculus levator ani, der die Beckenhöhle nach unten abschliesst, und streift dadurch gewissermassen den Mastdarm über die nach unten gepressten Kothmassen in die Höhe.

Die Menge, Beschaffenheit und Zusammensetzung des Kothes variirt bei den verschiedenen Thierklassen in sehr erheblichem Grade. Im Allgemeinen ist die Kothmenge bei pflanzlicher Nahrung sowohl absolut, als im Verhältniss zu der Menge der eingeführten Nahrungsmittel viel grösser, als bei animalischer Kost, weil die Pflanzenkost, wie schon wiederholt berührt, an unverdaulichen oder schwer verdaulichen Stoffen bei weitem reicher ist, daher auch grössere Ueberschüsse von ihnen eingeführt werden müssen, soll der für den Bestand des Organismus erforderliche Bedarf gedeckt werden. Dem entsprechend trifft man die geringsten Mengen von Excrementen bei den Carnivoren an, wenn sie mit Fleisch gefüttert werden, die reichlichsten Kothmengen bei den Pflanzenfressern. Die Omnivoren zeigen, je nachdem sie eine vorwiegend animalische oder vorwiegend vegetabilische Nahrung erhalten, das eine Mal geringe, das andere Mal sehr beträchtliche Kothmengen. Bei Fleischnahrung entleert der Mensch sehr wenig,

bei gemischter Kost erheblich mehr und bei vorwiegender Pflanzennahrung reichlich Koth.

Die Farbe des Kothes ist bald pechschwarz, wie beim fleischgefütterten Hunde, bald hell- oder dunkelbraun, wie beim Menschen, bald mehr graugrün, wie beim Rind, bald leicht gelb, wie beim Pferd. Der Farbstoff selbst ist ein Derivat des Gallenfarbstoffes (S. 153), das Urobilin (S. 176); bei Fleischnahrung findet sich darin auch schwarzes Hämatin, aus dem Blutfarbstoff abgespalten.

Die Consistenz des Kothes hängt von seinem Wassergehalt ab, am geringsten ist letzterer, am grössten also die Menge der festen Stoffe (bis zu 50 pCt.) im reinen Fleischkoth, beim Menschen und bei gemischter Nahrung beträgt der mittlere Wassergehalt der festweichen Fäces etwa 75 pCt., ziemlich ebenso viel beim Schwein. Bei den Pflanzenfressern wird bald ein mehr breiiger bis weicher Koth entleert mit einem Wassergehalt von rund 85 pCt., wie beim Rind, bald ein mehr trockener Koth, wie beim Pferd, mit etwa 75 pCt. Wasser. Schaf, Ziege und Kaninchen geben einen aus kleinen pillenähnlichen Kugeln bestehenden Koth mit einem mittleren Wassergehalt von 55 pCt. Der Koth zeigt bald eine alkalische, bald neutrale, bald saure Reaction; es hängt dies von der In- und Extensität der im Darm stattfindenden Gährungs- und Fäulnissprocesse (S. 172) ab. Im Allgemeinen ist die saure Reaction auf die Säurebildung infolge Gährung der Kohlehydrate zurückzuführen, wie auch daraus hervorgeht, dass bei einer an Amylaceen sehr reichen Kost die Fäces meist intensiv sauer sind. Die alkalische Reaction des Kothes rührt meist von einer in den untersten Darmpartieen eintretenden Fäulniss der Eiweissstoffe her, wobei dieselben unter Bildung von Ammoniak sich zersetzen.

Bei der mikroskopischen Untersuchung der Fäces findet man darin Epithelzellen des Darms und Schleimkörperchen, ferner die Elementarformbestandtheile der Nahrungsresiduen: Pflanzenzellen theils geöffnet und ihres Inhaltes entleert, theils noch uneröffnet, Spiralgefässe der Pflanzen, Stärkemehlkörner zum Theil noch concentrisch geschichtet; gelblich gefärbte Fetzen von Primitivmuskelfasern, Sehnengewebe, elastische Fasern, Fettkügelchen, manchmal Fett-, bezw. Fettsäurekrystalle; bei Milchnahrung: Trümmer von Käseklümpchen, aus Casein und Fetttröpfchen bestehend. Nicht selten trifft man, doch nur bei alkalischem Koth, sargdeckelförmige Krystalle von phosphorsaurer Ammoniakmagnesia, dem sog. Tripelphosphat an.

Ausser Wasser finden sich in den Fäces: Schleim, Urobilin (bezw. Hämatin), Cholalsäure resp. Dyslysin und Cholesterin, von der in den Darm ergossenen Galle herrührend, ferner Fette und feste Fettsäuren, letztere theils frei, theils an Kalk und Magnesia zu Erdseifen gebunden, flüchtige Fettsäuren (Butter-, Capron- und Baldriansäure), Nuclein, zuweilen Reste unverdauter Eiweissstoffe, letztere nicht selten bei den Herbivoren. In den Fäces des Menschen sind ferner Spuren von Phenol und Indol, verhältnissmässig reichlich Skatol (S. 173) gefunden worden.

Salze enthält der Koth des Menschen zu etwa 1 pCt., der der Thiere zu 2—8 pCt., und zwar bestehen sie beim Menschen vorwiegend aus Calcium- und Magnesiumphosphat. Der hohe Kieselerdegehalt der Aschen von thie-

rischen Excrementen stammt zum Theil von dem Kieselsäurereichthum der zur Nahrung dienenden Gräser und Cerealien, zum Theil aber auch von dem mit dem Futter verschluckten Sand.

Bei Pflanzenfressern, vorzugweise bei Pferden, sind Darmsteine nicht gerade ein seltener Befund; hier können sie unter Umständen bis zu 1 Kilo schwer werden. Beim Menschen und bei Fleischfressern entstehen sie sehr selten, meist um einen eingeführten Fremdkörper (Fruchtkern, Knochen, Nadeln, Spelzen etc.) als Kern; sie bestehen hauptsächlich aus phosphorsaurer Ammoniak-Magnesia und Calciumphosphat bezw. Calciumcarbonat. Fütterung mit Roggenkleie, welche an Phosphorsäure und Magnesia reich ist, giebt bei Pferden die häufigste Veranlassung zur Entstehung grosser Concremente. Bei Kühen und Ziegen werden ab und zu Concremente von zusammengefilzten Haaren beobachtet.

Verdaulichkeit oder Ausnutzung der Nahrung. Die Menge und chemische Zusammensetzung der Excremente hat noch insofern ein ganz besonderes Interesse, als die Feststellung dieses Factors zu einem ganz bestimmten Schluss über die Verdaulichkeit der gereichten Nahrung führt. Kennt man nämlich die Menge und chemische Zusammensetzung der Futtermittel, welche innerhalb eines bestimmten Zeitraums, und zwar vortheilhaft einer grösseren Reihe von Tagen, einem Thiere gereicht worden sind, und bestimmt man ferner den auf diesen Zeitraum entfallenden Koth, so ergiebt die Differenz beider Werthe die Menge und Zusammensetzung desjenigen Antheils vom Futter, der aus der Darmhöhle verschwunden, d. h. verdaut und in die Leibessubstanz übergegangen ist. Diese Rechnung ist aber nicht ganz scharf, insofern zu dem aufgenommenen Futter und Trinkwasser ja eine recht beträchtliche Menge vom Organismus selbst in Form der Verdauungssäfte hinzugegeben worden ist; aber auch von diesen kehrt der grösste Theil im Verlaufe des Verdauungsschlauches wieder in den Körper zurück, durchläuft also nur einen intermediären Kreislauf, und nur von der Galle wird ein nicht unerheblicher Antheil: Gallensäuren, Gallenfarbstoff und Mucin (S. 127) im Verein mit Resten von Darmsecret, Schleim und Epithelien des Darms mit den Excrementen ausgestossen. Daher entleert auch ein hungerndes Thier Koth, so nach Voit ein 30 Kgrm. schwerer Hund etwa 1,9 Grm., eine 3 Kgrm. schwere Katze 0,15 Grm., der Mensch nach Fr. Müller 3—5 Grm. Trockenkoth pro Tag. Indessen kann dieser Umstand unsere Berechnung nur insoweit beeinflussen, dass der verdaute Antheil des Futters um die mit dem Koth ausgestossenen, vom Körper selbst gelieferten Stoffe, insbesondere Schleim und Gallenstoffe verringert erscheint. Daraus ergiebt sich der allgemeine Satz, dass der verdaute Antheil des Futters mindestens gleich Futter minus Koth ist. Die Carnivoren produciren bei ausschliesslicher Fleischkost nur wenig Koth; ein 35 Kgrm. schwerer Hund lieferte bei Fütterung mit $\frac{1}{2}$—$2\frac{1}{2}$ Kgrm. Fleisch nur 27 bis 40 Grm. feuchten Koth mit 9—21 Grm. Trockensubstanz; bei

reiner Fleischnahrung werden also im Mittel nur 1 pCt. der Einnahmen an festen Stoffen mit dem Koth ausgestossen. Die Omnivoren bilden schon grössere Kothmengen; bei einer aus animalischen und vegetabilischen Substanzen gemischten Kost, wie der Mensch sie gewöhnlich zu sich nimmt, werden im Mittel täglich 130 Grm. feuchter und 34 Grm. trockener Koth entleert, entsprechend rund 5 pCt. der in der Nahrung aufgenommenen festen Stoffe, und bei vorzugsweise vegetabilischer Nahrung kann dieses Verhältniss bis auf 13 pCt. steigen, sodass nur $^7/_8$ der festen Theile der Einnahmen ausgenutzt werden. Die grössten Mengen von Fäcalstoffen werden von den Pflanzenfressern entleert.

Schweine scheiden bei gemischter Nahrung im Mittel sogar 20 pCt. der Gesammteinfuhr mit dem Koth aus. Dagegen werden saure Milch, Bohnen und Erbsen von Schweinen bis auf unbedeutende Reste (kaum 1 pCt.) ausgenutzt; ebenso verdauen nach Wolff Schweine Fleischmehl, die Rückstände von der Fabrication des Fleischextractes, ziemlich vollständig. Von 100 Theilen Einnahme gehen beim Pferd und Rind 40 pCt. mit dem Koth heraus, so dass also nur $^3/_5$ von dem aufgenommenen Futter zur Ausnutzung gelangen. 100 Kgrm. Hund liefern bei ausreichender Fleischnahrung pro Tag etwa 30 Grm., 100 Kgrm. Mensch bei gemischter Kost 50 Grm., 100 Kgrm. Ochs 600 Grm. Trockenkoth. Worauf schon wiederholt hingewiesen, ist dieser Unterschied darin begründet, dass in den Vegetabilien ein sehr beträchtlicher Theil von Nährstoffen in den von den Verdauungssäften ausserordentlich schwer angreifbaren Cellulosekapseln eingeschlossen, überhaupt nicht verflüssigt wird und in die Leibessubstanz übergeht, sondern, zumal wenn die Hülle infolge ungenügenden Kauens nicht gesprengt wurde, unverdaut mit dem Koth abgeht.

Ausnutzung der einzelnen Hauptklassen der Nährstoffe im Darm. Beim Fleischfresser treten ca. 98 pCt. vom verfütterten Eiweiss auch wirklich in den Körper über. Vom Menschen werden, nach J. Ranke, Rubner u. A., bei mittlerem Kostmaass bei Fleisch-, Eier- und Milchnahrung vom eingeführten Eiweiss $2^1/_2$ bis höchstens 6 pCt., bei vegetabilischer Nahrung erheblich mehr mit dem Koth ausgestossen und zwar bei Hülsenfrüchten etwa 15 pCt., weit mehr bei Reis, Brod und Kartoffeln, bei letzteren bis zu 30 pCt. Die Kohlehydrate werden im Darm des Menschen (bis auf 1—3 pCt.) vollständig, nur bei Kartoffeln und Schwarzbrod bis auf 8 bezw. 10 pCt. ausgenutzt; Fette bis zu 98 pCt., schlechter, wenn sie in grösseren Mengen eingeführt werden. Geringer ist die Ausnutzungsgrösse bei den Pflanzenfressern, am besten noch bei einem concentrirten Futtermittel, wie Körnerfutter.

Ein mit 6 Kgrm. Hafer (und 15 Liter Wasser) gefüttertes Pferd entleerte mit etwa 10 Kgrm. Koth (2,5 Kgrm. Trockensubstanz enthaltend) 5—6 pCt. Eiweiss, 20 pCt. Fett, 20 pCt. Stärke, 60 pCt. Cellulose. Als dasselbe Pferd $3^1/_2$ Kgrm. Hafer, $5^1/_2$ Kgrm. Heu und $1^3/_4$ Kgrm. Häcksel erhielt, schied es

mit 17 Kgrm. Koth fast 4 Kgrm. Trockensubstanz aus und zwar 30 pCt. Eiweiss, 40 pCt. Fett, 30 pCt. Stärke, 60 pCt. Cellulose. Es ist also die Ausnutzung eines Gemisches von Körnerfutter und Rauhfutter (Heu, Stroh) viel schlechter, als von Körnerfutter allein. Grösser als beim Pferde ist die Verdaulichkeit des Rauhfutters an und für sich bei Wiederkäuern. Ochsen verdauten bei Fütterung mit 10 Kgrm. Kleeheu 50 pCt. Eiweiss, 45 pCt. Fett, 70 pCt. Kohlehydrate, 40 pCt. Cellulose; bei Fütterung mit 10 Kgrm. Wiesenheu etwas mehr: 60 pCt. Eiweiss, 40 pCt. Fett, 65 pCt. Kohlehydrate, 60 pCt. Cellulose; dabei wurden täglich 20—25 Kgrm. Koth mit fast 5 Kgrm. Trockensubstanz abgesetzt. Nach Henneberg und Stohmann nimmt die Verdaulichkeit des Rauhfutters ab, je mehr leichtverdauliche Nährstoffe (Eiweiss, Kohlehydrate) dem Rauhfutter zugesetzt werden (Verdauungsdepression). Hinsichtlich des Verdauungsvermögens kommt das Schaf dem Rind sehr nahe; Schafe entleeren je nach der Fütterung 1—3 Kgrm. Koth mit $1/_2$—1,4 Kgrm. Trockensubstanz.

Verdauung der Cellulose. Wir stossen hier auf die Erfahrung, dass im Darm der Pflanzenfresser von der eingeführten Cellulose 40—60 pCt. verschwinden; es muss also im Mittel die Hälfte von der Cellulose des Futters im Darm verdaut, d. h. in eine zum Uebertritt in die Körpersäfte geeignete Form übergeführt werden; und doch war bisher von der Verdauung der Cellulose nirgends die Rede. In der That greift weder der Maulspeichel, noch der Magensaft, noch die Galle, noch endlich der Bauchspeichel die Cellulose an, selbst nicht nach tagelanger Digestion bei 40°, wofern nicht in dem Verdauungsgemisch Fäulniss eintritt. Versuche von Hoppe-Seyler und Popoff haben ergeben, dass bei der Fäulnissgährung von Cellulose reichliche Mengen von Kohlensäure und Sumpfgas (CH_4) gebildet werden, und da wir dem Sumpfgas fast regelmässig im Dickdarm, nicht selten schon im Dünndarm der Herbivoren (S. 176) und, aus dieser Quelle stammend, unter den gasigen Ausscheidungen dieser Thiere begegnen, so liegt nichts näher als anzunehmen, dass dieses Gas der Gährung der Cellulose im Darm seine Entstehung verdankt. Bei den Wiederkäuern geht die Maceration und Fäulniss der Cellulose, wohl unter Mitwirkung des Maulspeichels, schon im Pansen vor sich, worauf schon dessen Gehalt an CH_4 hinweist (S. 148); für in Pansenfisteln eingeführte Cellulose hat V. Hofmeister deren theilweise Auflösung neuerdings dargethan. Für das Pferd wird wohl der Dickdarm allein und in erster Linie der Blinddarm die Angriffsstätte für die Cellulose sein. Tappeiner schloss aus seinen Versuchen, dass die Cellulose durch Gährung in CO_2 und CH_4, beides für den Körper unverwerthbare Gase, zerfällt und daneben flüchtige Fettsäuren: Essigsäure, Buttersäure u. A. gebildet werden, welche durch ihren Zerfall dem Körper zu Gute kommen. Dagegen hält auf Grund seiner Untersuchungen Hoppe-Seyler dafür, dass bei der Cellulosegährung zunächst ein zuckerartiger Stoff entsteht und dieser weiterhin zu CO_2 und CH_4 zerfällt,

dass aber flüchtige Säuren dabei nicht entwickelt werden. Auch im Darm des Menschen wird die feine Cellulose der jungen Gemüse zum Theil ausgenutzt.

Ausnutzung der Mineralstoffe der Nahrung. Schon die Thatsache, dass der Koth nur wenig in Wasser lösliche Salze enthält, zeigt, dass Kali und Natron als Chloride fast vollständig zur Ausnutzung gelangen. Ferner fehlt eine nicht unbeträchtliche Menge von Magnesia in den Futterresten des Darms. Der Kalk wird, wenigstens beim Pflanzenfresser, schlechter ausgenutzt als die Magnesia; beim Fleischfresser besteht in dieser Hinsicht kein erheblicher Unterschied, vom aufgenommenen Kalk wie von der Magnesia erscheint nur ein kleiner Bruchtheil nicht im Koth wieder. Während von den eingeführten Phosphaten der Nahrung beim Fleischfresser nur ein geringer Antheil sich im Koth findet, also der bei weitem grössere Theil in den Körper übertritt, wird umgekehrt bei Pflanzenfressern die bei weitem überwiegende Menge der in den Futtermitteln enthaltenen Phosphate mit dem Koth ausgestossen. Wird jedoch den Pflanzenfressern viel Körnerfutter, Milch und ähnliche leicht verdauliche Futtermittel gereicht, so geht nur $^1/_3$, höchstens die Hälfte der im Futter enthaltenen Phosphorsäuremenge mit dem Koth heraus. Für den Menschen hat sich ergeben, dass am geringsten der Aschenverlust durch den Koth bei Weissbrod, Fleisch, Kartoffeln ist, dagegen bei Milchnahrung fast die Hälfte der Milchasche durch den Koth zu Verlust geht.

Ist die Ausnutzung, die Verwerthung der Nährstoffe im Darm der Thiere bekannt, so lässt sich die Menge der aus der Nahrung in die Körpersäfte übergetretenen Nährstoffe einfach berechnen. Es ist klar, dass die Differenz zwischen der Menge der Bestandtheile des Futters und derjenigen des Kothes den Mindestantheil der löslichen oder durch die Verdauungssäfte in solche Form übergeführten Stoffe der Nahrung repräsentirt, dass sie durch die Darmwand hindurch in die Körpersäfte überzutreten befähigt sind.

5. Die Lymphe und die Resorption der Nährstoffe.

Für das Verständniss der Mechanik der Aufsaugung der Nährstoffe aus der Darmhöhle in die Körpersäfte erscheinen die physikalischen Gesetze von Belang, nach denen heterogene, mit einander mischbare Flüssigkeiten direct oder durch eine durchlässige poröse Scheidewand mit einander in Berührung gebracht, ihre Theilchen gegenseitig austauschen. Diesen physikalischen Austausch zweier mischbaren und keine chemische Verbindung mit einander eingehenden Flüssigkeiten ohne jeden Druckunterschied und selbst entgegen der Schwere bezeichnet man als Hydrodiffusion, und man unterscheidet den speciellen Fall, wo dieser Austausch durch eine häutige poröse Scheidewand erfolgt, als Membrandiffusion (oder Osmose). Gleichwie bei der Gasdiffusion (S. 83), findet so lange ein Ineinanderströmen der beiden

in Berührung gebrachten heterogenen Flüssigkeiten statt, bis überall eine gleichförmige Mischung beider Flüssigkeiten zu Stande gekommen ist; und auch wenn anfänglich die beiden Flüssigkeiten nach ihrem specifischen Gewicht geschichtet sind, so dass die leichtere über der schwereren ruht, erfolgt dieser Austausch selbst entgegen der Schwere. Nur dass die Zeit, welche hierzu erforderlich ist — vorausgesetzt, dass keine äusseren Erschütterungen stattfinden, welche die Flüssigkeiten durcheinander mischen — im Vergleich zu der Schnelligkeit der Gasdiffusion fast unendlich lang ist.

Schichtet man über eine concentrirte Salzlösung, z. B. von Kupfersulfat, unter Vermeidung jeder Erschütterung, vorsichtig destillirtes Wasser, so bedarf es bei einiger Höhe der Flüssigkeitsschichten vieler Tage oder selbst Wochen, bis ein vollständiger Austausch beider Flüssigkeiten zu Stande gekommen ist, bis also in allen Schichten dieselbe Concentration herrscht. Schichtet man über Eiweiss- oder Gummilösungen höchst vorsichtig Wasser auf, so erfolgt die Diffusion beider noch viel langsamer, als die der Salzlösungen. Ungleichheiten der Concentration von Eiweiss- oder Gummilösungen werden durch reine Difusion nur in sehr nahe an einander grenzenden Schichten aufgehoben. Je höher die Temperatur und je grösser der Concentrationsunterschied zweier benachbarten Schichten, desto schneller erfolgt die Diffusion.

Taucht man eine trockene poröse Scheidewand, einen Thoncylinder in eine benetzende Flüssigkeit, z. B. Wasser, so dringt diese vermöge der Capillarität durch die Poren zwischen den einzelnen Thontheilchen „interstitielle Poren" ein, die in den Poren eingeschlossene Luft heraustreibend. Die das feste Gerüst bildenden Thonmassen werden durch das Eindringen von Flüssigkeit weder in ihrer Masse, noch in ihrer Gestalt verändert. Man nennt diesen Vorgang: Imbibition ohne Volumzunahme oder capilläre Imbibition. Trennt man zwei heterogene Flüssigkeiten durch eine poröse Scheidewand, so durchsetzen sie die Poren derselben; durch diese in den Poren befindlichen Flüssigkeitssäulchen wird der Diffusionsverkehr vermittelt, der ganz in der nämlichen Weise erfolgt, wie bei der reinen Hydrodiffusion ohne trennende Scheidewand.

Eine Reihe von nicht krystallisirenden, pflanzlichen und thierischen Stoffen besitzt die Eigenthümlichkeit, dass Wasser und wässrige Lösungen nicht nur in die porösen Lücken, sondern auch in die Molecularinterstitien eintreten, dadurch erfolgt eine Imbibition mit Volumzunahme, die man als „Quellung" bezeichnet. Beispiele dafür bilden Leim, Eiweiss, Schleimstoff, Stärke, Bindegewebe, elastisches Gewebe u. A. Alle organischen Gewebe halten Wasser eingeschlossen. Trocknet man sie, so schrumpfen sie; legt man die trocknen und geschrumpften Gewebe in Wasser, so imbibiren sie sich damit, sie quellen. Die Menge von Flüssigkeit, die aufgenommen werden kann, hängt einmal ab von der Natur des betreffenden Gewebes und von der Beschaffenheit der Flüssigkeit. Besonders untersucht sind auf ihre Quellungsfähigkeit die aus leimgebender Substanz (Bindegewebe) gebildeten thierischen Membranen. Nach Liebig nehmen 100 Gewichtstheile trockner Ochsenharnblase 310 Th. Wasser, aber nur 38 Th. 85procentigen Weingeist und vollends nur 17 Theile Oel auf. Trockne Sehnen nehmen fast das Doppelte, Knorpel

mehr als das Doppelte, Faserstoff das Dreifache und getrocknete Hornhaut das $4^1/_2$fache ihres Gewichtes an Wasser auf. In Salzlösungen quellen trockne thierische Membranen nicht so stark, als in Wasser und zwar um so weniger, je concentrirter die Salzlösung ist. Bei der Imbibition einer Salzlösung geht immer verhältnissmässig mehr Wasser, als Salz in den festen Körper hinein, sodass die ursprüngliche Lösung durch Einlegen eines quellungsfähigen Körpers in dieselbe concentrirter wird. Von der Wand der Poren wird nämlich das Wasser angezogen, während im Innern der Capillarräume Mischungen von Wasser und Salzlösungen sich finden. Man hat sich also den Binnenraum jeder Pore von mindestens zwei concentrischen Flüsssigkeitsschichten erfüllt zu denken, von denen die Wandschicht fast nur Wasser, die centrale eine Salzlösung von derselben Concentration, wie die umspülende Flüssigkeit enthält. Daher ist, wie C. Ludwig gezeigt hat, die imbibirte Flüssigkeit weniger concentrirt, als die umspülende. Die Imbibition von Natriumsulfatlösungen ist geringer, als die von Kochsalz. Enthält die Flüssigkeit zwei Salze, z. B. Kochsalz und Natriumsulfat gleichzeitig, so werden von dem quellungsfähigen Körper beide Salze aufgenommen, vom Natriumsulfat um so mehr, je relativ reichlicher es neben Kochsalz in der Lösung vorhanden ist.

Stellt man einen unten durch eine Thierblase verschlossenen, oben in ein Steigrohr übergehenden Glascylinder (Dutrochet's Endosmometer) mit concentrirter Salzlösung in ein Gefäss, das man bis zum Niveau der Salzlösung mit destillirtem Wasser auffüllt, sodass beide Flüssigkeiten ohne jeden Druckunterschied mit einander in Verbindung stehen (reine Membrandiffusion), so findet zwischen beiden Flüssigkeiten eine Diffusion statt, derart, dass ein Wasserstrom nach innen und ein Salzstrom nach aussen geht, aber ersterer ist stärker, als letzterer, daher die Innenflüssigkeit an Volumen zunimmt. Dieser Austausch erfolgt so lange, bis aussen und innen sich eine Salzlösung von der nämlichen Concentration befindet. Die Stärke des nach aussen strebenden Salzstromes variirt je nach der Stärke der Salzlösung. Die Diffusionsgeschwindigkeit ist um so grösser, je mehr Salz in der Zeiteinheit durch die Querschnittseinheit der feuchten Membran geht. Am schnellsten diffundirt Natriumsulfat (Glaubersalz) und Magnesiumsulfat (Bittersalz), demnächst Kochsalz, Harnstoff, Zucker; Kalisalze diffundiren ceteris paribus schneller, als Natronsalze. Die Stärke des durch eine thierische Membran zu einer Salzlösung gehenden Wasserstromes ist der Concentration ersterer nahezu proportional und wächst mit steigender Temperatur, dagegen scheint die Stärke des zum Wasser strebenden Salzstromes im Allgemeinen langsamer zu wachsen, als die Temperatur. Die beiden, die poröse Scheidewand in entgegengesetzter Richtung durchwandernden Ströme stehen in keinem directen Verhältniss zu einander, da der Wasserstrom ein reiner Imbibitionsstrom, der Salzstrom ein reiner Diffusionsstrom ist.

Gegenüber den krystalloiden Körpern (Salze, Zucker, Harnstoff u. A.) zeigen die nach Graham als colloide bezeichneten, wie Schleim, Eiweiss, Leim, Pflanzengummi, eine sehr geringe Diffusionsfähigkeit; gelöst durchdringen sie poröse Scheidewände und thierische Membranen kaum, während infolge osmotischer Wirkung des Colloids sich die Lösung an Wasser bereichert. Die

Diffusionsgeschwindigkeit des Eiweiss soll durch alkalische Reaction befördert, durch saure Reaction verzögert werden. Nach Regéczy soll Eiweiss leichter gegen Salzlösungen als gegen Wasser diffundiren, und zwar um so schneller, je koncentrirter die Salzlösung ist. Das minimale Diffusionsvermögen von Eiweiss-, Gummi-, und Schleimlösung macht es wahrscheinlich, was schon aus anderweitigen Erfahrungen hervorgeht, dass colloide Körper in Wasser nicht eigentlich gelöst, vielmehr darin nur auf's feinste vertheilt sind. Aus einem Lösungsgemisch von colloiden und krystalloiden Körpern diffundiren die krystalloiden kaum langsamer, als wenn sie allein darin vorhanden wären, während die Diffusion der Eiweissstoffe kaum noch erfolgt, sodass aus mit Salzen vermengten Eiweisslösungen in der Regel zuerst das Salz mehr oder weniger vollständig diffundirt. Man kann also einem Lösungsgemisch von krystalloiden und colloiden Körpern, z. B. Blutserum, die ersteren bis auf Spuren entziehen dadurch, dass man jene durch eine poröse Membran gegen Wasser diffundiren lässt, das man zur Beschleunigung der Diffusion häufig erneuert. Von den colloiden Substanzen geht dabei durch die poröse Membran kaum etwas hindurch. Diese Erfahrung ist die Grundlage des von Graham als chemische Dialyse benannten Verfahrens geworden, bei dem man vortheilhaft sog. Pergamentpapier[1]) als poröse Membran in Anwendung zieht. Zur Beschleunigung der Diffusionsgeschwindigkeit vergrössert man die Oberfläche der zu dialysirenden Flüssigkeit, indem man das Pergamentpapier in Düten- oder Schlauchform bringt, die man in strömendes Wasser einhängt, sodass letzteres, die poröse Membran allseitig umspülend, die krystalloiden Stoffe möglichst schnell dem Gemisch entzieht.

Erfolgt der Durchtritt der Flüssigkeiten durch poröse Substanzen hindurch infolge eines Druckunterschiedes, also unter Druck, so bezeichnet man den Vorgang als Filtration. Nach hydrodynamischen Principien muss ein Strom entstehen von dem Orte höheren Druckes zu dem Orte niederen Druckes. Die durchgetretene Flüssigkeit heisst Filtrat. Sind die Poren der Scheidewand, also die Capillarkanäle, hinreichend weit, wie im Fliesspapier, so gehen die aufgegossenen Flüssigkeiten (die Schwere der Flüssigkeiten ist die Ursache des Druckes) ohne qualitative oder quantitative Veränderung hindurch, aber Filter dieser Art lassen auch nichtgelöste, morphotische Elemente, wenn diese nur genügend klein, weich elastisch und in feiner Vertheilung sind, hindurch, so die Blut- und Milchkügelchen. Gute Diaphragmen aus gebranntem Thon und thierische Membranen lassen morphotische Elemente für gewöhnlich nicht durch.

---

[1]) Nicht geleimtes Papier erfährt durch kurzes Eintauchen in Schwefelsäure eine eigenthümliche moleculare Veränderung, indem es bei pergamentähnlicher Consistenz eine grosse Festigkeit besitzt, dabei aber so porös ist, dass es thierische Blasen in vielen Fällen ersetzen kann.

Die Geschwindigkeit des Filtrationsstroms wächst mit der Weite der Poren, der Grösse des hydrostatischen Druckes und endlich mit der Temperatur; sie ist um so geringer, je grösser die Zähigkeit (Viscosität) der Flüssigkeit, also die innere Reibung bei der Bewegung ist. Abweichend hiervon verhalten sich die quellungsfähigen thierischen Membranen bei der Filtration. Werden Lösungen eines krystalloiden Körpers (Salze, Zucker, Harnstoff) der Filtration unterworfen, so besitzt im Allgemeinen das Filtrat dieselbe Concentration, wie die aufgegossene Flüssigkeit. Ferner steigt mit der Zeit die Filtrationsgeschwindigkeit, indem unter dem Druck die Poren allmälig erweitert werden. Presst man aber Lösungen colloider Substanzen (Eiweiss, Gummi, Dextrin) durch thierische Membranen hindurch, so zeigt sich der Procentgehalt des Filtrates an diesen Stoffen stets erheblich niedriger, als der der ursprünglichen Flüssigkeit. Der Unterschied in der Concentration zwischen Aufguss und Filtrat ist abhängig von der Concentration des ersteren, von der Druckhöhe, von der Natur der thierischen Membran und von der Weite ihrer Poren.

Enthält endlich die aufgegossene Flüssigkeit einen krystalloiden und einen colloiden Körper, so ist nach Hoppe-Seyler, v. Wittich u. A. an letzterem das Filtrat reicher, als es ceteris paribus sein würde, wenn der colloide Körper allein vorhanden wäre.

Da bei der Imbibition eines quellungsfähigen Körpers, z. B. einer thierischen Membran, mit einer Salzlösung mehr Wasser als Salze in dieselbe eingehen, die durch eine solche Membran aber hindurchgepresste Salzlösung von der nämlichen Concentration ist, wie die aufgegossene Flüssigkeit, so müssen in der Membran Porenkanäle vorhanden sein, durch welche die Salzlösung als solche hindurchfliessen kann. Hierin liegt abermals der Beweis für die Richtigkeit der Vorstellung, wonach in den Poren einer thierischen Membran wenigstens zwei Flüssigkeitsschichten angenommen werden müssen, eine adhärirende Wandschicht und eine centrale, von denen erstere fast aus reinem Wasser besteht. Die Strömung in der centralen Schicht eines jeden Capillarkanals wird, wie bei jedem anderen Strömungsvorgang, abhängig sein von der Zähigkeit oder inneren Reibung der strömenden Flüssigkeit, ferner von der Weite und Länge der Poren. Für verschiedene Flüssigkeiten, die durch eine und dieselbe Membran gepresst werden, wird also die Strömungsgeschwindigkeit nur abhängen von der inneren Reibung. Daher werden die colloiden Flüssigkeiten vermöge ihrer grösseren Zähigkeit viel langsamer filtriren müssen. In der That filtrirt bei gleichem Druck mehr Salz- oder Zuckerlösung hindurch, als Gummi- oder Eiweisslösung. Zur Erklärung der Erscheinung, dass das Filtrat colloider Flüssigkeiten minder concentrirt ist, als die ursprüngliche Flüssigkeit, muss man annehmen, dass colloide Flüssigkeiten, wofür auch anderweitige Erfahrungen sprechen, keine wirklichen Lösungen bilden, daher beim Hindurchtritt durch enge Poren ein beträchtlicher Theil der nur mechanisch höchst fein zertheilten Substanzen vom Filter zurückgehalten werden. Höchst wahrscheinlich sind die Moleküle der Colloidsubstanzen

viel grösser, als die der Krystalloide, daher auch schon dieserhalb weniger Colloidmoleküle in der Zeiteinheit durch die Centralschicht der Poren hindurchtreten können. So ist es zu verstehen, dass das spärliche Filtrat auch minder concentrirt ist, als die ursprüngliche Eiweisslösung.

Bei der Filtration schliesst die thierische Membran in der Regel das Druckrohr unten ab, sodass die filtrirende Flüssigkeit nicht weiter strömen kann, vielmehr in toto durch die Scheidewand hindurchgepresst werden muss. Im thierischen Körper kommt dieser Fall nur höchst selten vor; der häufigste ist der, dass die Flüssigkeit in Gefässen strömt, deren Wandungen von porösen Membranen gebildet sind, sodass das ganze Gefässrohr gewissermaassen das Filtrum vorstellt, längs dessen die Flüssigkeit strömt. Man bezeichnet diesen speciellen Fall der Filtration als *Transsudation*. Ahmt man experimentell dieses Verhältniss in der Weise nach, dass man in das starre Druckrohr irgendwo ein Stück vom Harnleiter des Pferdes oder von einem thierischen Darm einschaltet, so findet man auch für die Transsudation dieselben Gesetze zutreffen, wie für die einfache Filtration durch thierische Membranen, nur dass unter sonst gleichen Bedingungen die Menge des Transsudates grösser ist als des Filtrates.

Von besonderem Interesse für das Verständniss der Transsudationen im Thierkörper ist der Einfluss, den *Aenderungen des Transsudationsdruckes*, also des Druckes, unter dem die Filtration längs der Wandungen der strömenden Flüssigkeit erfolgt, auf Qualität und Quantität des Transsudates zeigen. In dieser Beziehung hat sich ergeben, dass bei steigendem Druck von Salzlösungen sowohl mehr Wasser, als Salz durch thierische Membranen hindurchgeht und zwar beide proportional, sodass die Menge zunimmt, ohne dass dessen Concentration gegenüber der Mutterflüssigkeit eine erhebliche Aenderung zeigt. Bei Transsudation von Eiweisslösungen geht mit steigendem Druck durch thierische Membranen sowohl mehr Wasser, als mehr Eiweiss; der Eiweissstrom wächst aber langsamer, als der Wasserstrom, sodass der *Procent*gehalt des Transsudates an Eiweiss mit steigendem Druck abnimmt. Dagegen ist die *absolute*, in der Zeiteinheit transsudirte Eiweissmenge bei höherem Druck grösser, als bei niederem Druck. Während ferner bei Salzlösungen mit der Zeit infolge Erweiterung der Poren unter dem Druck die Transsudationsgeschwindigkeit steigt, sinkt sie bei Transsudation von Eiweisslösungen mit der Zeit, es nimmt also die Durchlässigkeit der *todten* thierischen Membranen für colloide Flüssigkeiten mit der Dauer der Filtration ab, was nur dahin zu verstehen ist, dass colloide Flüssigkeiten wegen ihrer Viscosität die Poren der thierischen Membranen verstopfen. So hängt die Filtration, gleichwie die Diffusion, auch von der *Beschaffenheit der thierischen Membran* ab. Die *lebende* Membran bleibt, Dank den Stoffwechselvorgängen in deren Zellen, dauernd gleich leistungsfähig.

Gewebsflüssigkeit und Lymphe.

Da die Capillargefässe dünne poröse Wände besitzen, innerhalb deren das Blut unter einem erheblichen Druck circulirt, und zwar in der Mitte der Capillarbahn etwa unter dem halben Aortendruck (S. 63), und thierische Membranen in der Norm morphotische Elemente nicht durchlassen (S. 185), so wird beständig Blutplasma durch die Capillargefässe transsudiren. Da nun fast alle Gewebe und Organe von einem mehr oder weniger dichten Capillarnetz durchzogen sind, transsudirt überall eine mit dem Blutplasma qualitativ übereinstimmende und quantitativ von ihm sich nur durch einen geringeren Gehalt an Eiweiss unterscheidende Flüssigkeit. Dieses Transsudat aus dem Blute stellt die sog. Parenchym- oder Gewebsflüssigkeit der Organe vor.

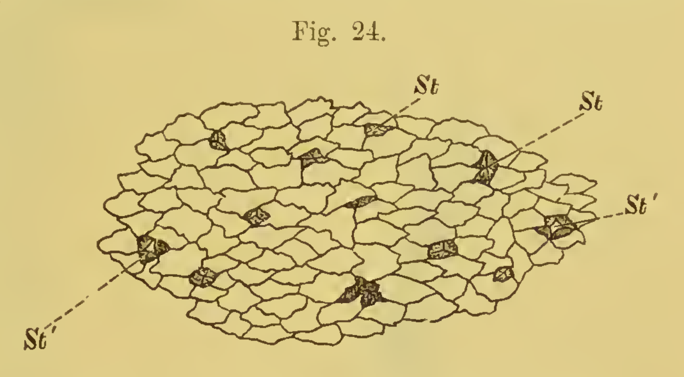
Vermittelst der Parenchymflüssigkeit werden die Organe und Gewebe vom Blut mit flüssigem Ernährungsmaterial versorgt, während andererseits der Sauerstoff des Oxyhaemoglobins durch die dünne Capillargefässwand hindurch von den Gewebszellen angezogen wird (S. 91), sodass diese ausser dem Ernährungsmaterial auch noch den zur Erfüllung ihrer Functionen unentbehrlichen Sauerstoff erhalten. Treffend hat daher L. Traube dieses Transsudat als „Irrigationsstrom der Gewebe" bezeichnet. Es findet also durch die Capillarwand hindurch ständig ein sehr erheblicher Verlust des Blutes an Wasser, Mineralsalzen und Eiweiss statt und infolge dessen würde das Blut allmälig an diesen Stoffen verarmen, dafür die Gewebe mit einer salz- und eiweisshaltigen Lösung überschwemmt werden. Wie nun eine Wiese zur Verhütung der Gefahr der Ueberschwemmung mit passenden Abzugsröhren „Drainröhren" versehen wird, ebenso finden sich in allen Organen des thierischen Körpers Abzugswege für den Ueberschuss der aus den Capillaren ausgetretenen Stoffe. Solche Drainröhren repräsentiren im Körper die Lymphgefässe, welche den Ueberschuss der Parenchymflüssigkeit aus den Geweben ableiten und weiterhin dem Blute wieder zuführen. Die (makroskopisch sichtbaren) Lymphgefässe haben Rudbeck und Bartholinus (um 1650) entdeckt.

Die Lymphgefässe nehmen in allen Organen und Geweben, mit Ausnahme der Horngewebe, ihren Ursprung. Ihre ersten Anfänge finden sich in dem überall anzutreffenden Bindegewebe, und zwar werden die Wurzeln der Lymphgefässe durch die (einer eigenen Wand entbehrenden) Lücken und Spalten im Bindegewebe zwischen den Fibrillen und Fibrillenbündeln selbst gebildet. Jene kanalartigen, netzförmig mit einander anastomosirenden Gewebslücken, die Saftkanälchen, sind nach der Entdeckung von v. Recklinghausen oft mit einer einfachen Schicht flacher, kernhaltiger Endothelien besetzt, die sich durch Behandlung mit einer schwachen Höllensteinlösung darstellen lassen. Entsprechend diesem Verlauf der Lymphgefässwurzeln lassen sich die Lymphbahnen auch auf die einfachste Weise künstlich mit Flüssigkeiten, in denen Farbstoff feinkörnig suspendirt ist, erfüllen „injiciren": man

braucht nur die fein zugespitzte Canüle einer gefüllten Injectionsspritze in das betreffende Organ einzustossen und den Spritzenstempel langsam herunterzudrücken.

In den serösen Höhlen des Körpers ist eine andere Art des Ursprunges der Lymphbahnen ermittelt. Befestigt man nach v. Recklinghausen das einem Kaninchen ausgeschnittene sehnige Centrum des Zwerchfells auf einen Korkring, sodass die Peritonealfläche nach oben sieht, und betrachtet das gut durchsichtige Object unter dem Mikroskop, während man einen Tropfen Milch hinzufügt, so findet man einige Stellen, an denen die Milch im Strudel, gleichsam in einen Trichter hineinfliesst; es füllen sich dann auch die auf der Pleuralfläche verlaufenden Lymphbahnen mit der Milch an. Es lässt sich nun durch Behandlung des Objects mit einer schwachen Silberlösung zeigen, dass auf der Peritonealfläche zwischen den die Oberfläche überziehenden Endothelien, deren Grenzen sich mittels des Silbers schwarz färben (Fig. 24), sich hier und da rundliche oder polygonale Oeffnungen (St und St′) finden, etwa vergleichbar den Spaltöffnungen zwischen den Epidermiszellen der Pflanzen. Diese Oeffnungen sind für gewöhnlich durch Protoplasmamassen geschlossen (der sternförmige Contour in der Figur bei St deutet die Grenzen der aneinander gelagerten Protoplasmamassen an). Diese, mit amöboider Bewegung begabt, können sich aufrichten, werden dünner und höher und geben dann einen Theil des Stoma frei, wie bei St′, sodass die umgebende Flüssigkeit in die Oeffnungen und damit in die Lymphbahnen eindringen kann. Je grösser der Druckunterschied zwischen Peritoneal- und Pleuralfläche des Zwerchfells ist, desto schneller wird das Aufsteigen der Flüssigkeit aus dem Bauch- nach dem Brustraum hin erfolgen; es erweisen sich also die normalen Verhältnisse in dieser Hinsicht als besonders günstig, insofern bei jeder Inspiration innerhalb der Bauchhöhle der Druck ansteigt, während er innerhalb der Brusthöhle abnimmt. Aehnliche offene Mündungen finden sich auf der Pleuralfläche des Zwerchfells. Demnach bilden die grossen serösen Höhlen des Körpers mit den Lymphgefässen einen integrirenden Bestandtheil des Lymphgefässsystems.

Fig. 24.



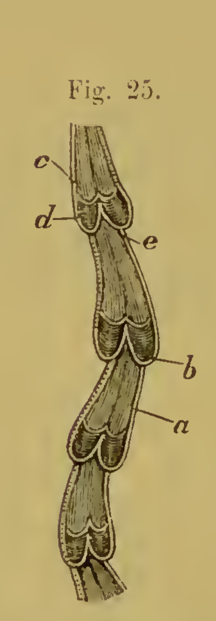
Die Endothelien und Stomata des Zwerchfells. Silberbild.

Endlich sind an vielen Stellen im Körper die Blutgefässe von den Lymphgefässen gewissermaassen eingescheidet, verlaufen in den Axen der Lymphgefässe, so im Centralnervensystem, in den Speicheldrüsen, im Hoden, im Knochen (von His circum- oder perivasculäres Kanalnetz genannt).

Von den wandungslosen Wurzeln der Lymphbahnen abgesehen, bilden die grösseren Lymphgefässe ein selbständiges, mit eigenen Wandungen versehenes Röhrensystem. Die Lymphgefässe (Fig. 25) bestehen, wie die Venen (S. 42), aus drei, nur dünneren Häuten, deren

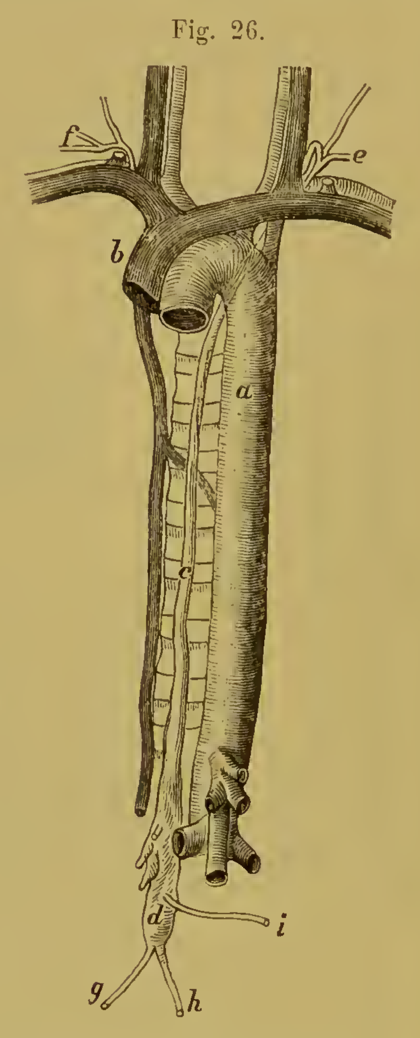
mittlere musculös ist, und sind ebenfalls von Strecke zu Strecke, nur in viel geringerem Abstande als in den Venen, mit je zwei halbmondförmigen Klappen (d, b) versehen, analog den Semilunarklappen (S. 33). Der Hohlraum der Klappe, die Klappentasche, sieht, wie bei den Venen, stets nach dem Herzen zu. Unmittelbar über jeder Klappe ist das Lymphgefäss weiter (a, c) als unterhalb (e), daher die klappenreichen Lymphgefässe varicös, rosenkranzförmig sind. Die Lymphgefässe sammeln sich von den Extremitäten her und münden (Fig. 26) rechterseits durch den Truncus lymphaticus com-

Fig. 25.



Lymphgefäss mit Klappen, aufgeschnitten.

Fig. 26.



Einmündung der Lymphgefässe in die Blutbahnen. a Aorta. b V. anonyma.

munis dexter f in den Bildungswinkel der rechten V. anonyma; linkerseits durch den Ductus thoracicus e in den Bildungswinkel der linken V. anonyma. In ersteren ergiessen sich nur die Lymphgefässe der rechten Kopf-, Hals-, Brusthälfte und der rechten Ober- resp. Vorderextremität, sodass der Ductus thoracicus der Sammelpunkt aller Lymphgefässe des Körpers bis auf die der rechten oberen Körperhälfte ist. Zur Bildung des Ductus thoraci-

cus treten dicht unter der abdominalen Fläche des Zwerchfells die beiden Trunci lymphatici lumbales g und h, welche die gesammte Lymphe von den unteren Extremitäten und von den Beckenorganen abführen, sowie der Truncus lymphaticus intestinalis i zusammen, in dessen sackförmig erweitertes Ende, die Pecquet'sche Cysterna chyli d, die Trunci lumbales zumeist einmünden.

Chemie der Lymphe. In der Lymphe findet man, zumal bei Untersuchung des Inhaltes gröberer Lymphgefässe, mehr oder weniger zahlreiche körperliche Elemente, die Lymphkörperchen, welche, den farblosen Blutzellen ähnlich, doch bemerkenswerthe morphologische Unterschiede aufweisen; woher diese Körperchen stammen, soll später erörtert werden. Joh. Müller hat die Lymphe dahin treffend definirt: Lymphe ist Blut ohne rothe Blutkörperchen. Die Lymphe, wie man sie aus grösseren Lymphstämmen der Extremitäten oder aus dem Ductus thoracicus nüchterner Thiere gewinnt, ist eine grünlich gelbe opalisirende Flüssigkeit von ausnahmslos alkalischer Reaction und salzigem Geschmack; ihr specifisches Gewicht beträgt 1,017—1,023. Da die Lymphe den Ueberschuss der Parenchymflüssigkeit vorstellt, nur vermindert ist um diejenigen Stoffe, welche die betreffenden Gewebe, zum Ersatz des bei den in ihnen erfolgenden chemischen Umsetzungen zu Verlust Gegangenen, an sich gezogen und verbraucht haben, andererseits aber beladen ist mit einem Theil von den Stoffwechselproducten der Gewebe, so muss die Lymphe an verschiedenen Stellen des Körpers eine etwas verschiedene Zusammensetzung zeigen. Die Feststellung dieser Verhältnisse würde zweifellos unser Wissen von den in den einzelnen Geweben und Organen stattfindenden chemischen Umsetzungen wesentlich fördern und klären. Leider sind aber nur die grösseren Lymphgefässe der Extremitäten und der Brustgang der Thiere zur Gewinnung von Lymphe geeignet, daher die bisher vorliegenden Analysen sich auch nur auf Lymphe beziehen, welche den erwähnten Gefässen, beim Menschen den ausserordentlich seltenen Fällen einer Lymphfistel entstammt. Eine Vorstellung von der chemischen Zusammensetzung der Lymphe bei verschiedenen Thieren mag nachstehende Tabelle geben:

100 Theile Lymphe enthalten:	Mensch	Pferd	Esel	Kuh
Wasser	95,2	95,8	96,5	96,4
Feste Stoffe.	4,8	4,2	3,5	3,6
Fibrin	0,1	0,1	0,1	0,1
Albuminstoffe . . .	3,5	2,9	2,7	2,8
Fett etc.	Spur	Spur	Spur	Spur
Extractivstoffe . . .	0,3	0,1	0,1	0,1
Mineralsalze . . .	0,9	1,1	0,6	0,6

Unter den Eiweisskörpern, rund 3 pCt., findet sich Serumalbumin nach I. Munk $2^1/_2$—4mal so reichlich als Globulin, auch Fibrinogen. Der Luft ausgesetzt, gerinnt die Lymphe nur langsam und unvollkommen; schneller und vollständiger auf Zusatz von ein wenig defibrinirten Blutes oder von der aus einem Blutgerinnsel ausgepressten Flüssigkeit, daher Lymphe um so schneller und vollständiger gerinnt, je mehr rothe Blutkörperchen bei der Gewinnung der Lymphe hineingerathen sind: meist findet sich nur 1 pro Mille Fibrin. Der locker geronnene Lymphkuchen zieht sich ebenso wie der Blutkuchen nach einiger Zeit zusammen und presst das Lymphserum aus sich heraus. An Fettkörpern, worunter neben Neutralfett auch Seifen, Cholesterin und Lecithin inbegriffen sind, finden sich in jeder Lymphe Spuren, unter den Extraktivstoffen sind Zucker, Glycogen und Harnstoff nachgewiesen. Die anorganischen Salze der Lymphe bestehen, wie die des Blutserums (S. 13), hauptsächlich aus Natron- und Chlorverbindungen und zwar zu $^2/_3$ aus Chlornatrium, ferner aus Natriumcarbonat, etwas Kaliumphosphat, sowie Calcium- und Magnesiumphosphat. Von Gasen kaum eine Spur freien Sauerstoffs, dagegen bis zu 50 Volumproc. Kohlensäure, diese theils in fester chemischer Bindung an Natron, theils in locker gebundener, einfach auspumpbarer Form.

Der Umstand, dass die Lymphe frei von rothen Blutkörperchen ist, dass sie qualitative Uebereinstimmung mit dem Blutplasma und ferner auch quantitative Uebereinstimmung mit letzterem in Bezug auf den Gehalt an Mineralsalzen und Zucker und nur einen Mindergehalt an Eiweiss zeigt, alles dies entspricht so sehr den Gesetzen der Filtration durch thierische Membranen (S. 185), dass die Lymphe wohl als Transsudat des Blutes aufgefasst werden muss. Dem widerspricht es nur scheinbar, wenn gelegentlich Erfahrungen gemacht werden, die nicht ganz mit dem übereinstimmen, was unsere Versuche an groben todten thierischen Membranen (Harnblase, Harnleiter) lehren (S. 187). Handelt es sich doch bei der Filtration durch die Blutcapillaren um ausserordentlich zarte Membranen, deren lebende Zellen den Filtrationsstrom nicht einfach durch sich hindurchtreten lassen, vielmehr vermöge ihrer chemischen Affinitäten bald diesen, bald jenen der gelösten Stoffe stärker an sich ziehen resp. an das Filtrat abgeben können. So lassen sich wahrscheinlich Erfahrungen von Heidenhain verstehen, denen zufolge nach intravenöser Einspritzung von krystalloiden Stoffen (Zucker, Jodnatrium) der Gehalt der aus dem Brustgang ausfliessenden Lymphe an jenen Stoffen ab und zu höher sein kann, als im Blutserum, insbesondere noch längere Zeit hindurch beträchtlich ist, auch wenn, infolge der Ausscheidung des eingespritzten Stoffes durch die Nieren, im Blut sich nur noch wenig davon findet. Endlich kommt dazu, dass zwischen dem intracapillären Blut und dem extracapillären Transsudat auch noch Diffusionsvorgänge Platz greifen müssen, da letzterem durch Verbrauch in den Geweben stetig krystalloide Stoffe entzogen werden.

Rolle der Lymphdrüsen. Die farblosen Zellen, die man zahlreich in der Lymphe findet, entstammen den Lymphdrüsen, besser Lymphknoten, welche die von jedem Körpertheile herkommende Lymphe ausnahmslos vor ihrem Eintritt in die Blutbahn zu durchströmen hat. Die Lymphdrüsen gehören in die Gruppe der (eines Ausführungsganges entbehrenden) sog. Blutgefässdrüsen, welche der Wechselwirkung zwischen Blut und Lymphe dienen.

Bau der Lymphdrüsen. Von der Albuginea, der bindegewebigen Haut, welche die Lymphdrüse umgiebt, erstrecken sich zahllose Fortsätze scheidewandartig in's Innere und bilden Hohlräume, Alveolen, die von der eigentlichen Substanz der Lymphdrüsen, den Drüsenknoten oder Follikeln, erfüllt sind. Sowohl die Albuginea wie die Septa enthalten neben bindegewebigen und elastischen Fasern glatte Muskelfasern in bei den verschiedenen Thieren variirender Menge. Die Follikel stellen kleine runde bläschenförmige Körperchen von $\frac{1}{2}$—$\frac{3}{4}$ Mm. Durchmesser dar, welche der Drüsenoberfläche ein körniges Aussehen geben. Jeder Follikel besteht aus einem mehr oder weniger engen feinsten, von Blutcapillaren durchzogenen bindegewebigen Netzwerk, dessen Knotenpunkten länglich ovale Kerne aufsitzen, dem sog. Reticulum; die Maschen des letzteren sind mit morphotischen Elementen, den sog. Lymphkörperchen dicht erfüllt. Diese sind kleiner als die farblosen Blutzellen, haben eine kugelige Gestalt und einen, den sehr grossen hellen Kern mit Kernkörperchen umgebenden, nur ganz schmalen Protoplasmasaum, der leicht zerbrechlich ist, sodass man häufig beim Zerzupfen nur die nackten, sog. freien Kerne antrifft. Der Follikel selbst füllt den Hohlraum, in dem er liegt, nicht vollständig aus, er grenzt nicht direct an die Septa, ist vielmehr von ihnen durch einen bald engeren, bald weiteren schalenartigen Hohlraum, den Lymphsinus geschieden. In diesen ergiesst sich aus den in den Septis verlaufenden Lymphgefässen, den Vasa afferentia, die Lymphe und umspült so die Follikel allseitig. Der Hohlraum des Lymphsinus ist seinerseits von einem sehr weitmaschigen Bindegewebsnetz, auch Stützreticulum genannt, durchzogen; durch dieses grobe Maschennetz wird der Follikel innerhalb der Alveolen suspendirt erhalten, wie die Stickerei im Rahmen. Aus dem Lymphsinus kann nun die Lymphe direct durch die Vasa efferentia abfliessen; contrahiren sich aber die glatten Muskelfasern der Albuginea und der Septa, so wird die Lymphe in das Innere der Follikel und durch die dichten Haufen der Lymphkörperchen hindurchgepresst und gelangt erst dann zu den abführenden Lymphgefässen. Die Blutgefässe der Lymphdrüsen verbreiten sich in den Septis und in dem Reticulum.

Von dem Augenblick an, wo die von den Extremitäten her strömende Lymphe die Lymphdrüsen passirt, wird sie mit den aus den Follikeln gewissermaassen ausgespülten Lymphkörperchen beladen. Es ist aber auch klar, dass die Schnelligkeit des Lymphstromes beim Eintritt in den Follikel eine ausserordentliche Verlangsamung erfährt, muss doch der Lymphstrom durch die dicht gepressten Haufen der Lymphkörperchen, also durch ein ausserordentlich dichtes und feines Filter hindurchtreten. Nach dem

Durchtritt durch die Lymphdrüsen ist die Zahl der Lymphkörperchen in der Lymphe ausserordentlich vermehrt. Hauptsächlich wohl dadurch ist es bedingt, dass die Extremitätenlymphe wasserreicher und eiweissärmer ist als die des Rumpfes. Die Zunahme des Fibrins ist verständlich, wenn, gleichwie bei der Blutgerinnung (S. 22) die weissen Blutzellen, so auch die Lymphkörperchen sich an der Fibringerinnung wesentlich betheiligen.

Wie fein das Filter der Lymphdrüsen ist, erhellt daraus, dass mit dem Lymphstrom zugeführte suspendirte Partikelchen in den Lymphdrüsen auf- und zurückgehalten werden und, wenn dieselben unlöslich sind, das ganze Leben hindurch in den Lymphdrüsen liegen bleiben können. Bei Tätowirung der Haut, am häufigsten des Armes mit Zinnober oder Kohle gelangen von den Hautstichen Farbstoffpartikelchen in die, unter der Epidermis allerwärts sich verbreitenden Lymphspalten, werden von hier mit dem Lymphstrom fortgeführt, gelangen so in die Achseldrüsen, von denen sie zurückgehalten werden. Man findet dann die Follikel dieser Drüsen auch noch nach Jahrzehnten mit Farbstoffpartikeln erfüllt. Nicht allein solche mechanisch der Lymphe beigemischten Bestandteile werden in den Lymphdrüsen festgehalten, sondern gewisse thierische Gifte, welche zu den Lymphdrüsen transportirt in ihnen eine Entzündung mit Anschwellung der Drüsensubstanz hervorrufen. So schwellen die Leistendrüsen bei durch Ansteckung bewirkter Entzündung der Genitalien an, so die Drüsen des Ellbogens und der Achsel, wenn gelegentlich einer Verletzung der Finger bei Sectionen Fäulnissgift in die Lymphwege gelangt.

Bei Fröschen ist die Lymphe ausserordentlich leicht der Untersuchung zugänglich. Bei ihnen ist die Haut mit dem Muskelkörper nicht verwachsen, sondern lose demselben aufgesetzt, nur an einigen Stellen durch eine Art zarter bindegewebiger Scheidewände mit den oberflächlichen Muskelfascien verwachsen. Diese Räume zwischen Haut und Muskelkörper stellen ausgedehnte Lymphgefässe, gleichsam Lymphseen vor. Dafür entbehren die Frösche, wie die Amphibien überhaupt, der Lymphdrüsen.

Bewegung der Lymphe. Aus den Beobachtungen, die man an angeschnittenen und mit Canülen armirten Lymphgefässen macht, geht hervor, dass die Lymphe sich continuirlich, nur mit variabler Geschwindigkeit von den Extremitäten und vom Kopf nach dem Rumpf zu, in der Richtung nach der Einmündung der grossen Lymphstämme in die Vv. subclaviae zu bewegt. Was ist nun die Ursache für die Bewegung der Lymphe? Johannes Müller hat (1832) bei den Amphibien und einigen Reptilien in der Bahn des Lymphgefässystems Lymphherzen entdeckt, kurz danach hat sie Panizza auch bei Schlangen und Krokodilen gefunden. Diese Lymphherzen sind aus quergestreifter Musculatur gebildete und mit Klappen versehene Säckchen, welche sich analog dem Blutherzen rhythmisch contrahiren (S. 30).

Die nackten Amphibien besitzen je 4 solcher Lymphherzen, 2 vordere und 2 hintere, die Reptilien nur 2 hintere. Beim Frosch erkennt man zu beiden Seiten des Steissbeinendes zwischen den Mm. iliococcygei und den vom

Becken zur Hinterfläche des Schenkels verlaufenden Muskeln (Glutaei, pyramidales etc.) zwei rhythmisch, etwa 60 Mal in der Minute pulsirenden Bälge. Die vorderen Lymphherzen des Frosches liegen mehr verborgen symmetrisch über den Querfortsätzen des dritten Rückenwirbels. Bei den Cheloniern (Meeresschildkröten) werden die Lymphherzen bis zu 3 Ctm. lang und pulsiren nur 3—4 Mal in der Minute, sodass auch hier, wie beim Blutherzen (S. 41), das Gesetz gilt, dass die Pulsation um so häufiger ist, je kleiner das Thier. Von der Pulsation des Blutherzens ist die der Lymphherzen durchaus unabhängig. Die Lymphherzen versehen die Function, die Lymphe herzwärts zu treiben. Bringt man daher durch Einspritzung des amerikanischen Pfeilgiftes (Curare) die Lymphherzen zum Stillstand, während das Blutherz ungestört fortschlägt, so stockt die Fortbewegung der Lymphe, die Lymphseen schwellen von Lymphe an derart, dass sie prall damit gefüllt sind. Hierdurch ist der Beweis geliefert, dass die Lymphherzen die Lymphbewegung wesentlich fördern. Von der Abhängigkeit der Bewegung der Lymphherzen von gewissen Theilen des Centralnervensystems wird später die Rede sein.

Bei den Säugethieren und Vögeln sind indess Lymphherzen nicht nachgewiesen. Welches sind hier die Triebkräfte für die Lymphbewegung? C. Ludwig und Noll führten beim Hund in eins der grossen Halslymphgefässe eine Canüle ein und verbanden sie mit einem U-förmigen Manometer (S. 61), das mit starker Sodalösung (spec. Gewicht = 1,08) erfüllt war; sie sahen den Druck im Lymphgefäss innerhalb erheblicher Grenzen schwanken, Maxima und Minima zeigen, synchron mit den Athembewegungen; bei heftiger Muskelanstrengung stieg der Druck an. Abgesehen hiervon fand sich constant ein geringer positiver Druck, im Halslymphstamm des Hundes entsprach dieser Seitendruck einer Flüssigkeitssäule der Sodalösung von 8—10 Mm. Höhe, bei Pferden fand ihn Weiss zu 10—20 Mm. Sodalösung. Unterbindet man ein Lymphgefäss, so füllt sich der periphere Abschnitt strotzend, während der centrale, nach dem Herzen zu gelegene sich entleert; es wird also die Lymphe durch eine Rückenkraft, eine vis a tergo vorwärts bewegt, die von den Wurzeln der Lymphgefässe aus wirkend die Lymphe in die Anfänge des Systems mit solcher Kraft eintreibt, dass sie ständig nach dem Rumpf in der Richtung nach der Einmündung der Lymphstämme in die Venen strömen muss. Die Triebkraft für die Lymphbewegung ist nach C. Ludwig nichts Anderes als der Blutdruck. In der Mitte der Capillarbahn ist der Blutdruck etwa halb so gross als in der Aorta (S. 63), und unter diesem Druck erfolgt die Transsudation in die Gewebe und Organe. Da die Lymphspalten nun in den Gewebsinterstitien zwischen den Capillarmaschen ihren Ursprung nehmen, so wird das Transsudat, aus welchem die Lymphgefässe aufsaugen, ebenfalls unter dem Capillardruck stehen, nur dass er vermindert ist um eine gewisse Grösse, entsprechend dem von den Capillargefässwänden und der Spannung der Gewebe geleisteten Widerstand. Der Blutdruck in den Capillaren schiebt die Lymphe in die Lymph-

spalten hinein; der stetige Ueberdruck, der im Halslymphstamm 8—20 Mm. Sodalösung beträgt, ist der Rest jenes Druckes, nachdem er den Widerstand in den Lymphgefässen und vollends in den Lymphdrüsen überwunden und dadurch sehr viel von seiner ursprünglichen Grösse eingebüsst hat. Ist aber der Blutdruck die wesentliche Triebkraft für die Lymphbewegung, so muss Zunahme des Capillardruckes eine Beschleunigung, Abnahme des Druckes eine Verlangsamung des Lymphstromes herbeiführen. Der Lymphstrom des Hodens wird allerdings nach Ludwig durch Steigerung des Capillardruckes infolge Compression der abführenden Venen ausserordentlich beschleunigt, aber nach Rogowicz der Lymphstrom der Zunge bei Zunahme des Capillardruckes infolge stärkeren arteriellen Blutzuflusses (durch Lähmung der Gefässnerven) nur mässig gesteigert. Wenn Heidenhain nach Verschluss der absteigenden Aorta, ungeachtet des Absinkens des Blutzuflusses auf ein Minimum, den Lymphstrom des Brustganges durch Stunden hindurch noch fortbestehen sah, so mag dies, wie Starling darthut, daher rühren, dass auch während des Aortenschlusses in den Lebercapillaren ein hoher Blutdruck herrscht, daher in der Leber viel Lymphe gebildet wird, wofür auch die starke Ausdehnung der portalen Lymphstämme spricht; diese Leberlymphe ist es, welche den Lymphstrom im Brustgang unterhält.

Alles zusammengefasst, gibt der Druck in den Blutcapillaren die Triebkraft für die Lymphbildung ab, wie dies auch auf Grund ihrer Versuche Starling und Cohnstein gegenüber Heidenhain betonen.

Ausser dieser stetig wirkenden Triebkraft sind noch Hülfskräfte für die Lymphbewegung vorhanden: die Athembewegungen und die Muskelbewegungen überhaupt. Der in der Brusthöhle verlaufende Ductus thoracicus steht, wie schon gelegentlich der Betrachtung der Druckverhältnisse im Thorax erörtert worden ist (S. 112), unter negativem Druck, es wird also eine Ansaugung des Inhaltes der peripheren, unter dem vollen Atmosphärendruck stehenden Lymphgefässe nach dem Brustgang stattfinden, und diese Ansaugung der Lymphe von der Peripherie centralwärts wird noch dadurch befördert, dass in dem Endtheil der Vv. subclaviae, in den die Lymphstämme einmünden, ebenfalls ein geringer, meist sogar negativer Druck herrscht, der bei jeder Inspiration noch stärker negativ wird. Beim Pferd bestimmte Weiss den Druck im Ductus thoracicus zu 12 Mm. Quecksilber und sah denselben bei tiefen Inspirationen sogar negativ werden. Die Muskelbewegungen befördern die Lymphbewegung in gleicher Weise, wie die Blutbewegung in den Venen (S. 67). Die Lymphgefässe führen wie die Venen Klappen, und zwar sieht die Klappentasche stets nach dem Herzen zu (S. 190, Fig. 25). Contrahiren sich nun die Muskeln einer Extremität, so werden die zwischen ihnen gelegenen Lymphgefässe comprimirt, der Inhalt derselben strebt peripher- und centralwärts nach Orten niederen Druckes

auszuweichen. Peripher wird dies unmöglich gemacht, indem unter dem Druck der regurgitirenden Lymphsäule die Klappen sich stellen und die Passage peripherwärts abschliessen. Es wird daher unter dem Druck der sich contrahirenden Musculatur der Inhalt der benachbarten Lymphgefässe centralwärts, herzwärts fortgeschoben. So lange ein Thier, z. B. ein Hund, ruhig daliegt und seine Gliedmassen nicht bewegt, sieht man aus der in das Endstück des Brustgangs am Halse eingebundenen Canüle die Lymphe ausserordentlich langsam ausfliessen, nur von Zeit zu Zeit fällt ein Tropfen ab. Sobald aber das Thier Bewegungen macht, nimmt die ausfliessende Lymphmenge zu; noch reichlicher sieht man den Lymphstrom fliessen, wenn die eine oder die andere Extremität rhythmisch in Bewegung versetzt wird, z. B. das Hinterbein erhoben und durch Beugung im Hüft- und Kniegelenk dem Leib genähert wird. Solche rhythmischen Bewegungen, sog. Pumpbewegungen verstärken den Lymphstrom ausserordentlich. Nach Hamburger steigt beim Pferde die Menge der Lymphe aus dem Halsstamm beim Fressen oder bei allgemeiner Muskelarbeit (Gehen, Zugleistung) auf das 3—5fache. Endlich kommt als Hülfstriebkraft noch die Contractilität der muskelführenden (S. 189) grösseren Lymphgefässe und des Brustganges hinzu.

Auch die Musculatur des Rumpfes gibt der Lymphbewegung einen Impuls. Die Zwerchfellmusculatur, sowie die Sehnen und Aponeurosen besitzen nach C. Ludwig und Schweigger-Seidel ein doppeltes System von Lymphgefässwurzeln, ein tiefer gelegenes und ein oberflächliches Netz, welch' letzteres in klappentragende Lymphgefässe übergeht. Bei jeder Bewegung werden die tiefer gelegenen Lymphgefässe angespannt, gedehnt und saugen Lymphe an, während die oberflächlichen comprimirt werden und ihren Inhalt in die klappentragenden Lymphgefässe entleeren; in der darauf folgenden Ruhepause wird der Inhalt des tieferen Netzes in das nunmehr freie oberflächliche Netz angesogen. Durch diesen Pumpmechanismus des Zwerchfells wird bewirkt, dass trotz stetiger Transsudation sowohl in der Brust-, wie Bauchhöhle stets nur eine minimale Flüssigkeitsmenge die Oberfläche der Wandungen überzieht.

Unter normalen Verhältnissen ist in den serösen Höhlen die Menge der Lymphansammlungen, oder, wie man sie auch nennt, der serösen Flüssigkeiten so gering, dass eine chemische Analyse derselben sich kaum ausführen lässt. Unsere Kenntnisse dieser serösen Flüssigkeiten, so der Peritoneal-, Pleural-, Pericardial- und Cerebrospinalflüssigkeit beziehen sich daher auf pathologische Transsudate. Im Allgemeinen nähern sie sich hinsichtlich ihrer Zusammensetzung der Lymphe, sie besitzen eine alkalische Reaction und einen wechselnden Eiweissgehalt. Am wasserreichsten ist die Cerebrospinalflüssigkeit; sie enthält nur $1^1/_4$ pCt. fester Stoffe, während in den übrigen serösen Flüssigkeiten sich 4 bis $6^1/_2$ pCt. fester Stoffe finden. In der Regel enthalten sie nur Fibrinogen und auch davon nur wenig, daher sie meist nicht

spontan gerinnen, sondern erst auf Zusatz von ein wenig defibrinirten Blutes (S. 23).

Es fehlt somit nicht an geeigneten Vorrichtungen, um die Ueberschüsse des Irrigationsstromes aufzunehmen und in das Blut zurückzuleiten. Wird indess einmal zu reichlich Lymphe abgeschieden, z. B. wenn das Blut einen zu hohen Wasser- und zu geringen Eiweissgehalt besitzt, sodass die Flüssigkeitsmengen nicht vollständig von den Lymphwurzeln aufgesogen werden, oder stellen sich dem Abfluss der Lymphe in das Venensystem aus krankhaften Ursachen Hindernisse in den Weg, so sammelt sich die Lymphe in den Gewebsinterstitien an, es bilden sich Wasseransammlungen unter der Haut, Oedeme, und solche in den serösen Höhlen, Höhlenwassersuchten oder Hydropsien. Wenn sich in gelähmten Gliedern oder in solchen, die lange unbeweglich gelegen haben, Wasser ansammelt, so wird dies dadurch verständlich, dass eine der wesentlichsten Triebkräfte für den Lymphstrom, die Muskelbewegungen, fortgefallen sind.

Von grossem Interesse wäre es, die Grösse der gebildeten Lymphmengen zu kennen. Wenn auch die vorliegenden Bestimmungen der Ausflussmengen von Lesser, Heidenhain u. A. für die gleichen Zeiten innerhalb ziemlicher Grenzen schwanken, so lässt sich doch als Mittel daraus ableiten, dass ein mittelgrosser, nüchterner Hund von 10 Kgrm. in 24 Stunden 600 Ccm. oder pro Kgrm. und Stunde etwa $2^1/_2$ Ccm. Lymphe liefert. Bei Pferden erhielt Colin in 12 Stunden 8—21 Kgrm. Lymphe, von Rindern in 24 Stunden 21—95 Kgrm., bei Schafen 3—$4^1/_2$ Kgrm., bei Hunden, je nach deren Grösse $^1/_2$—2 Kgrm. Lymphe, entsprechend $^1/_{18}$—$^1/_7$ des Körpergewichtes. Aus einer Brustgangfistel bei der Kuh erhielt Dastre rund 1 Liter Lymphe per Stunde. I. Munk und Rosenstein sahen in einem Fall von Lymphfistel beim Menschen im nüchternen Zustand 70—120 Grm. Lymphe stündlich ausfliessen; die Ausflussmenge nahm bei Bewegungen und auf der Höhe der Verdauung zu. Hamburger hat beim Fressen 3—4mal, bei Körperarbeit 3 bis 5mal so viel Lymphe vom Pferde erhalten als in der Ruhe.

Resorption.

Interstitielle Aufsaugung. Da die Lymphgefässe sich überall im Körper verbreiten, so wird allerwärts unter der Haut, im Bindegewebe, in den Sehnen und Aponeurosen, serösen Höhlen u. s. w. eine Aufnahme (unter einem gewissen Druck eingespritzter) gelöster oder auf's feinste vertheilter Stoffe stattfinden können, die dann weiterhin mit dem Lymphstrom in die Blutbahn oder, wofern es sich um gelöste Substanzen handelt, durch Diffusion in das viel schneller strömende Blut der die Lymphspalten umspinnenden Blutcapillaren gelangen. Man hat diese Aufnahme, weil sie in den Interstitien der Gewebe statthat, wo die Lymphwurzeln liegen, auch wohl als interstitielle Resorption bezeichnet. Dagegen werden von den Lymphgefässen fortgeführte feinste ungelöste, nur mechanisch suspendirte Partikel von den

Lymphdrüsen abgefangen, gewissermassen abfiltrirt und bleiben in ihnen liegen (S. 194). Auf der interstitiellen Resorption beruht eine Methode der Application von Arzneimitteln, die in neuerer Zeit in umfangreicher Weise verwerthet wird, die „subcutane oder hypodermatische Injection“, wobei gelöste Arzneistoffe mittels einer mit einer feinen Stichcanüle versehenen kleinen Spritze, „Pravaz'sche Spritze“, in das Unterhautbindegewebe, in welchem Lymphbahnen sich reichlich verbreiten, eingeführt werden.

Die weitaus umfangreichste Resorption, die Aufsaugung der Nährstoffe geschieht im Darm. Wir haben oben (S. 119) es als das eigentliche Princip der Mechanik und Chemie der Verdauung hingestellt, unlösliche Nährstoffe in Lösung überzuführen, ferner zwar lösliche, aber in schwer angreifbaren Cellulosekapseln eingeschlossene Nährstoffe auszulaugen, endlich gewisse in wässrigen Lösungen aller Art unlösliche Stoffe, wie die Fette und Oele, z. Th. in wasserlösliche Form, Seifen (S. 163), überzuführen, z. Th. in feinste Tröpfchenform zu vertheilen. So wird Stärkemehl vom Mund- und Bauchspeichel in Dextrin und Zucker umgewandelt, in Wasser unlösliche oder coagulirte Eiweissstoffe durch den Magensaft und den Bauchspeichel in Albumosen, Peptone und andere wasserlösliche Modificationen übergeführt, ferner die in Wasser unlöslichen oder nur schwer löslichen Salze, z. B. Erdcarbonate und Erdphosphate, durch die Säure des Magensaftes zum beträchtlichen Theil gelöst, endlich die mit Wasser nicht mischbaren Fette durch den Bauchspeichel verseift, z. Th. durch ihn, sowie durch die Galle und den Darmsaft in feinste Vertheilung gebracht, in eine gute Emulsion verwandelt. Nun verbreitet sich überall im Darm vom Magen bis zum After dicht unter dem Schleimhautepithel ein reichliches Netz von Blut- und Lymphgefässen.

Zwischen dem Inhalt der Blut- und Lymphgefässe einerseits und dem Darminhalt andererseits kann durch das Schleimhautepithel und die dünnen Gefässwände hindurch nach den Gesetzen der Membrandiffusion (S. 184) ein Stoffaustausch stattfinden; auf diesem Wege können Wasser, Mineralsalze, Zucker und Seifen aus dem Darmrohr in das in der Darmwand strömende Blut und in die Lymphe übertreten, sobald der Darminhalt an Wasser, Salzen resp. Zucker oder Seifen reicher ist als das Blut und die Lymphe. Und zwar wird der Uebertritt dieser Stoffe um so schneller erfolgen, je grösser der Unterschied im Gehalt an Wasser resp. Salzen, Zucker und Seifen zwischen Darminhalt einerseits, Blut und Lymphe andererseits ist.

Man hat wohl auch geglaubt, dass diese Diffusion durch eine Filtration unterstützt wird, und die Triebkraft für die Filtration, vermöge deren der Darminhalt durch das Schleimhautepithel in das Blut und die Lymphe hindurchgepresst werden sollte, in der peristaltischen Bewegung des Darms gesucht. Allein wenn man bedenkt, dass der Druck in den Blutcapillaren und selbst noch in den Venen des Darmrohres recht beträchtlich ist, so wird man sich

der Vorstellung entschlagen, dass durch die schwachen peristaltischen Bewegungen des Darms der Inhalt desselben unter solchen Druck versetzt werden könnte, dass der Blutdruck noch überboten werden sollte.

Die Diffusion zwischen Blut und Darminhalt wird dadurch ausserordentlich befördert, dass infolge der raschen Blutströmung stets neue Flüssigkeitsschichten dem Darminhalt gegenüberstehen, sodass ungeachtet noch so lange fortgesetzter Diffusion es niemals zu einem vollständigen Concentrationsausgleich zwischen dem Darminhalt und dem in der Darmwand strömenden Blut kommen kann. Aber nicht nur die Oberfläche auf Seiten des Blutes (und der Lymphe) wird in jedem Momente erneuert, sondern auch die des Darminhaltes; jede peristaltische Bewegung mischt den Darminhalt durch einander, erneuert also die Oberfläche der diffundirenden Flüssigkeitsschicht und hierin, in der dadurch gesetzten Vergrösserung der diffundirenden Oberflächen liegt, nächst der Fortbewegung des Inhaltes den Darm entlang, der Werth der Darmperistaltik für die Resorption.

Dagegen kann die Resorption der Eiweisse und Fette durch Diffusion unmöglich erfolgen. Wir haben oben gesehen (S. 184), dass aus einer Eiweisslösung kaum mehr als Spuren von Eiweiss in eine durch eine thierische Membran getrennte Flüssigkeit übertreten, aber auch dies nur, wenn der Unterschied der Concentration in Hinsicht des Eiweiss zwischen beiden erheblich ist. Wie soll aber in das Blutplasma, das schon an sich 7—8 pCt. Eiweiss enthält, oder in die Lymphe, deren Eiweissgehalt 3 pCt. und darüber beträgt, Eiweiss aus der Darmhöhle durch Diffusion eintreten? Eher könnten noch die in Wasser leicht löslichen und verhältnissmässig gut diffundirenden Peptone in das Blut oder die Lymphe auf dem Wege der Membrandiffusion übertreten. Endlich kann doch die nur bei gelösten Substanzen stattfindende Diffusion für die nur mechanisch, wenn auch sehr fein vertheilten Partikelchen, wie emulgirte Fetttröpfchen, unmöglich in Anspruch genommen werden. Also muss zum mindesten die Resorption der Eiweisse (Albumosen) und Fette anderweitig erfolgen. Es ist Hoppe-Seyler's Verdienst, schon vor vielen Jahren (1876), als noch überall die Resorption im Darm auf Membrandiffusion des Darminhaltes gegen das Blut bezw. die Lymphe der Darmschleimhaut zurückgeführt wurde, die Resorption ganz allgemein als eine Function der Darmepithelien erkannt zu haben, eine Anschauung, die weiterhin durch die Untersuchungen von Heidenhain und seinen Schülern wesentlich gestützt worden ist. Nach Leubuscher werden, während Kalisalze die grösste Diffusibilität durch thierische Membranen (S. 184) zeigen, schwache KCl-Lösungen vom Darm in viel geringerem Umfange resorbirt als NaCl-Lösungen. Aus einer Lösung, welche 0,5 pCt. Traubenzucker und Natriumsulfat (Glaubersalz) enthält, ist nach Röhmann der Zucker schon vollständig resorbirt zu einer Zeit, wo von dem diffusibleren Salze noch bedeutende Mengen im Darm vorhanden sind. Die Diffusion ist, wie Heidenhain weiter aus-

führt, unfähig zu erklären, dass Hundeblutserum im Hundedarm ausgiebig resorbirt wird, ferner dass Wasser resorbirt wird aus NaCl-Lösungen, deren Concentration höher ist als die der Blutflüssigkeit. Diese Thatsachen fordern die Annahme einer physiologischen Triebkraft neben der Diffusion. Die Träger dieser Triebkraft sind die Darmepithelien, deren Zerstörung nach Hoppe-Seyler die Resorption im Darm aufhören macht.

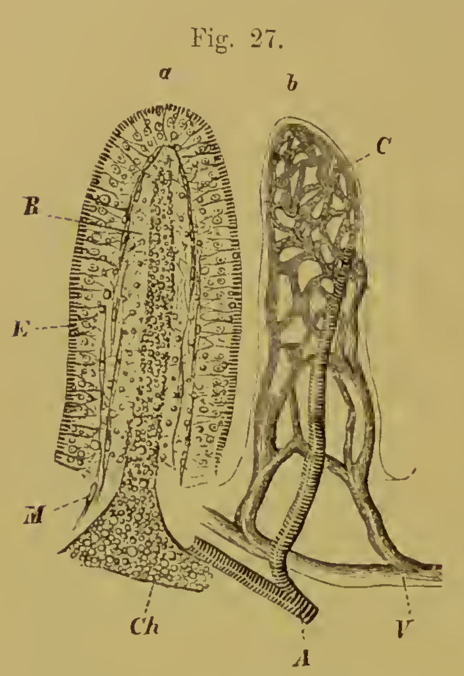
Bevor wir die Resorption weiter verfolgen, sei der Frage gedacht, an welchen Stellen des Darms erfolgt die Aufsaugung der Nährstoffe? In der Schleimhaut der Mundhöhle kommt es wohl zu keiner erheblichen Resorption, verweilen doch die Speisen nur zu kurze Zeit in der Mundhöhle und sind sie doch in der Form, in welcher sie eingeführt werden, noch wenig für den Uebertritt in die Säfte vorbereitet. Anders ist es schon im Magen. Einmal verweilen hier die Ingesta genügend lange Zeit, andererseits sind sie sowohl durch das Kauen als die Einwirkung des Mundspeichels und Magensaftes zum Theil schon geeignet gemacht. Dass die Resorption von in Wasser gelösten Salzen und Zucker im Magen in beträchtlichem Umfange erfolgt, dafür sprechen Erfahrungen wie directe Versuche. Aus dem Magen des Hundes, dessen Pylorus zuvor unterbunden oder durch einen aufgeblähten Kautschukballon verschlossen war, verschwanden in den Versuchen von Tappeiner und v. Anrep beträchtliche Mengen von eingespritztem Wasser, von Salz- und Zuckerlösungen in kurzer Zeit. Nach v. Mering resorbirt der leere Magen kaum Wasser; von CO_2-Wasser wird CO_2 reichlich resorbirt, desgleichen Alcohol, Zucker, in geringerem Maasse Dextrin, Albumose resp. Pepton. Nach Brandl fördern, ausser Alcohol, auch andere lokal reizende Substanzen (Senföl, Pfeffer, 2proc. Kochsalzlösung) die Resorption.

Die Hauptresorptionsstätte stellt der Dünndarm vor; seine Schleimhaut ist reichlich mit den, plattgedrückten Fingern ähnlichen Zotten besetzt: Krause schätzt ihre Zahl im Dünndarm des Menschen auf rund 4 Millionen. Die Zotten stehen so dicht auf, dass zwischen ihnen eine freie Darmoberfläche nicht übrig bleibt. Im Allgemeinen sind die Zotten bei den Carnivoren reichlicher und deutlicher ausgebildet, als bei den Herbivoren. Die Zotten geben sich schon dadurch als Resorptionsorgane zu erkennen, dass sie während der Verdauung, zumal wenn dem Thiere fetthaltige Nahrung gegeben wird, ein anderes Aussehen darbieten als im nüchternen Zustand: bei Fettverdauung füllen sich nämlich die Epithelien, wie zuerst E. H. Weber beobachtet hat, reichlich mit Fett an.

Bau der Darmzotten. Das Stroma der Zotten (Fig. 27, a) wird gebildet von einem Netzwerk (R) sich kreuzender feiner Bindegewebsbälkchen mit eingelagerten Kernen nach Art des Reticulum der Lymphdrüsenfollikel (S. 193); das Reticulum ist mit kleinen Rundzellen (Lymphkörperchen) erfüllt. In der Axe jeder Zotte weichen die Bindegewebsbalken weit auseinander und

lassen so einen oder zwei centrale, mit einfachem Endothel ausgekleidete Längshohlräume (Ch) entstehen, welche grössere Lymphräume vorstellen, die mit den Saftlücken zwischen den Bindegewebsbalken in Verbindung stehen. In der Nähe der Zottenbasis geht das Lymphgefäss in einen mit eigener Wand und Klappen versehenen Lymphkanal über. v. Brücke hat im Zottenstroma vereinzelte glatte Muskelfasern (M) entdeckt, welche das axiale Gefäss der Länge nach umziehen, später sind auch um den axialen Lymphraum ringförmig verlaufende Muskelfasern beschrieben worden. In jede Zotte (Fig. 27, b) tritt ferner von der Basis aus eine Arterie (A) ein, welche neben dem Lymphgefäss emporsteigt, sich im peripherstem Abschnitt des Zottenstroma, unmittelbar unter den Zottenepithelien in ein dichtes Capillarnetz (C) auflöst, aus dem sich wieder 1—3 venöse Stämmchen (V) sammeln; die Anordnung der Arterie und der daraus hervorgehenden Capillaren, die der eines Regenschirmes vergleichbar ist, bewirkt, dass jedes Mal beim Einströmen des Blutes die Zotte aufgerichtet und besonders in ihrem oberen Theile verbreitert wird. Der bindegewebigen Grundlage sitzt das eigenthümliche Epithel der Zotten (E, Fig. 27, a) auf. Diese Epithelien sind kegelförmig, und zwar ist ihre breite Basis nach dem Darmlumen gerichtet, ihr Protoplasma ist granulirt, besitzt einen bis zwei grosse Kerne und ist an der Basis in gröbere Stäbchen pinselartig zerklüftet (Stäbchenepithel). Das Fussende des Zellprotoplasma steht höchst wahrscheinlich mit den, in den Lücken zwischen den Bälkchen des Zottenstroma befindlichen Saftkanälchen in directer Verbindung.

Fig. 27.



Darmzotte, auf der Höhe der Fettverdauung, schematisch.

Untersucht man die Darmzotten zu verschiedenen Zeiten der Fettverdauung mikroskopisch, so findet man hie und da vereinzelte Fetttröpfchen zwischen den Basalstäbchen der Epithelzellen, häufiger ist das Zellprotoplasma selbst dicht mit Fetttröpfchen erfüllt (Fig. 27, a), weiterhin füllen sich auch die Hohlräume des bindegewebigen Stroma zuerst an der Zottenspitze, später auch nach der Basis hinunter mit Fetttröpfchen an und endlich der axiale Lymphraum (Ch, Fig. 27, a). Wie gelangt nun das Fett in das Zottenepithel hinein? In Bezug hierauf bestand manche Controverse. Früher meinte man, dass die durch den Bauchspeichel und die Galle auf's Feinste vertheilten Fetttröpfchen des Darminhaltes unter dem durch die peristaltische Bewegung gesetzten Druck hineingepresst werden können zwischen die Stäbchen der

Epithelien und weiterhin durch das weiche Protoplasma hindurch, bis sie am Fussende der Zellen in die mit dem Protoplasma in Verbindung stehenden Saftlücken des Zottenstroma und von da in das centrale Lymphgefäss gelangen. Indess wie gross müssten wohl die Triebkräfte sein, um die Fetttröpfchen durch den Leib der Epithelien zu treiben, und wie unbedeutend ist dem gegenüber der durch die Peristaltik gesetzte Druck auf den Darminhalt! Leichter verständlich wird die Resorption im Darmcanal, wenn man mit sie Hoppe-Seyler als Function der lebenden Protoplasmen der Zottenepithelien auffasst. Gleichwie andere Protoplasmen (Amoeben, Leukocyten) feine Fetttröpfchen aufnehmen und nach kürzerer oder längerer Zeit wieder frei geben, so dürfte dies auch bei dem Protoplasma des Zottenepithels der Fall sein. Die Zottenepithelien resorbiren, wie auch die mikroskopische Beobachtung lehrt, das fein emulgirte Fett, wobei Bewegungen ihres Protoplasmas zur Beförderung des Fettes aus den Zellen in das Zottenparenchym beitragen. Die unzweifelhaft die Fettresorption fördernde Wirkung der Galle (S. 175), nach I. Levin auch die des Pankreassaftes, ist dahin zu deuten, dass jene Säfte auf die Epithelien einen Reiz ausüben bezw. deren Protoplasma zu den für die Stoffaufnahme erforderlichen Bewegungen anregen. Der Transsudationsstrom, der von den Blutcapillaren nach dem axialen Lymphraum geht, führt das Fett in den letzteren hinein. Unterstützend wirken dabei die Brücke'schen Muskeln (Fig. 27, M); indem sie sich während der Verdauung rhythmisch zusammenziehen, erweitern sie nach Spec den axialen Lymphraum und setzen gleichzeitig das Zottenparenchym unter stärkeren Druck; dadurch wird die in den Maschenräumen der Zotten enthaltene Flüssigkeit in den axialen Lymphraum hineinbefördert.

Die Zottenepithelien vermögen nach I. Munk auch Fette und Fettsäuren aufzunehmen, selbst wenn dieselben bei der Temperatur des Thierkörpers nicht flüssig, sondern nur von butterweicher Consistenz sind wie z. B. der hoch schmelzende Hammeltalg (S. 116) und die noch höher schmelzenden Fettsäuren desselben (Schmelzpunkt 48 bezw. 56° C.). Derjenige Antheil vom Fett, der durch den Bauchspeichel bezw. die Fäulniss in Fettsäuren und Glycerin gespalten wird, kann als wasserlösliches fettsaures Alkali (Seife) resorbirt werden; nach Levin kommt nach Ausschluss von Galle oder Pancreassaft die Fettresorption überhaupt nur in Form von Seife zu Stande; allein schon in den Lymphzellen der Zotten vollzieht sich die synthetische Regeneration zu Neutralfett, daher man selbst nach reichlichster Fütterung mit freien Fettsäuren, wie I. Munk gefunden und v. Walther und Frank bestätigt haben, weder erhebliche Mengen von freien Fettsäuren noch von Seifen in der abfliessenden Darmlymphe (Chylus, S. 204) findet, vielmehr hauptsächlich eine Zunahme des Neutralfettes.

Auch die Aufsaugung der Albumosen und Peptone im Darm sollte nach Fr. Hofmeister eine Function lebender Zellen,

der Lymphkörperchen des adenoiden Gewebes der Magen- und Darmschleimhaut sein. Die Lymphzellen, bei nüchternen und hungernden Thieren spärlich an Zahl, auf der Höhe der Verdauung reichlicher anzutreffen, halten das Pepton fest und verhüten so, dass es, in das Blutplasma direct übertretend, der Ausscheidung durch die Nieren verfällt, also nicht oder nur in geringem Umfange zur Verwerthung gelangt. Heidenhain hält es indess auf Grund seiner Beobachtungen und einer Ueberschlagsrechnung für ausgemacht, dass höchstens ein Bruchtheil der Albumosen und Peptone von den Lymphkörperchen aufgenommen wird; die Resorption des überwiegend grössten Theiles geschehe vielmehr ebenfalls durch die Zottenepithelien, in denen zugleich die Rückbildung der Albumosen und Peptone in (natives, coagulables) Eiweiss stattfinden muss, sind doch weder im Blut, noch in der Darmlymphe nach Eiweissfütterung jemals Albumosen oder Peptone anzutreffen. Auch das als Acidalbuminat (Syntonin) mit dem Chymus aus dem Magen übergetretene und das im Dünndarm noch nicht peptonisirte Nahrungseiweiss kann activ-cellulär resorbirt werden, haben doch Czerny und Latschenberger gezeigt, dass selbst in den Dickdarm eingeführtes Eiweiss zur Aufsaugung gelangen kann. Freilich erfolgt nach Kobert die Resorption des Eiweiss und Fettes im Dickdarm nur langsam und unvollständig, diejenige gekochten Amylums nur theilweise. Noch geringfügiger ist die Resorption im Mastdarm; selbst von emulgirtem Fett werden nach I. Munk höchstens 5 pCt. aufgesogen.

Chylus. In die Lymphgefässe der Schleimhaut des Dünndarms treten zur Zeit der Verdauung die emulgirten Fette der Nahrung über; infolge dessen erfüllt eine weissliche undurchsichtige, milchartige Flüssigkeit jene Lymphkanäle; diese, emulgirtes Fett reichlich führende Darmlymphe bezeichnet man wegen ihres Aussehens als Chylus oder Milchsaft und ferner die Darmlymphgefässe als Chylusgefässe (1628 von Aselli entdeckt) zum Unterschied von den übrigen Lymphgefässen, deren Inhalt, da Fett darin nur in Spuren vorkommt, leicht gelblich und fast durchsichtig ist. Bei Fütterung mit fettfreier Nahrung ist der Inhalt der Darmlymphgefässe nur opalisirend und von der Lymphe weder dem Aussehen, noch der chemischen Zusammensetzung nach zu unterscheiden.

Eine prächtige natürliche Injection der Chylusgefässe auf der Darmoberfläche und zwischen den Platten des Mesenteriums erhält man, wenn man einem Hunde fettreiche Nahrung giebt und ihm 2—6 Stunden später die Bauchhöhle öffnet. Man sieht dann die kleinen milchweissen Chylusgefässe sich zu grösseren Stämmchen sammeln, die Mesenteriallymphdrüsen durchsetzen und schliesslich in der Wurzel des Gekröses allesammt zu einem einzigen Stamm confluiren, dem Truncus lymphaticus intestinalis, der sich vor der Einmündung in den Ductus thoracicus zu einem langgestreckten Sack, der Cysterna chyli, erweitert. Die letztere, sowie die aus den Lymphgefässen der unteren resp. hinteren Ex-

tremitäten und des Beckens hervorgehenden beiden Lendenlymphstämme bilden die Wurzeln des Ductus thoracicus (S. 190, Fig. 26).

Bezüglich der Wege, welche die Nahrungsstoffe bei der Resorption einschlagen, haben die Thierversuche von C. Ludwig, Zawilski und v. Mering und die Beobachtungen von I. Munk und Rosenstein an einer Lymph-(Chylus-)fistel beim Menschen sicher darthun können, dass nur die Fette den Weg in die Lymphbahnen des Darms und zum Brustgang einschlagen. Den Grund, weshalb die gelösten Stoffe: Wasser, Salze, Zucker, Eiweiss in die Blutbahnen übertreten, sucht Heidenhain in den anatomischen Verhältnissen, insofern in der Darmzotte das Netz der Blutcapillaren sich unmittelbar unter den Epithelien ausbreitet (S. 202), während das axiale Chylusgefäss vom Zottenepithel ausser dem Capillarnetz durch das Zottenstroma getrennt ist, daher die leicht löslichen Stoffe zunächst von den Blutcapillaren abgefangen werden. Vom Zucker lässt sich der Uebertritt in's Pfortaderblut direct nachweisen: nach Zuckerfütterung steigt der Zuckergehalt des Pfortaderblutes über den des Carotidenblutes. Nur bei sehr reichlicher Aufnahme von Wasser und Zucker (auch Salzen) seitens des Zottenepithels entgeht nach Heidenhain und Röhmann ein Bruchtheil ($^1/_{12}$—$^1/_8$) des Stromes der Abfangung durch das Blut und nimmt seinen Weg in die Chylusbahnen, beim Menschen mit Lymphfistel nach I. Munk höchstens 1 pCt. des genossenen Zuckers. Auch nach reichlichstem Eiweissgenuss zeigte der aus der menschlichen Lymphfistel ausfliessende Chylus weder in Bezug auf den Eiweissprocentgehalt, noch die stündlich ausgeführte Eiweissmenge die geringste Zunahme. Ist dem aber so, dann darf sich der Chylus verdauender Thiere nur in Bezug auf den Fettgehalt von der Lymphe (und dem Chylus) nüchterner Thiere unterscheiden. Und dies ist in der That der Fall, wie nachfolgende Analysen des Chylus von I. Munk, C. Schmidt, Fr. Simon und Rees beim Vergleich mit den oben (S. 191) gegebenen der Lymphe zeigen.

In 100 Theilen Chylus	Mensch	Hund	Pferd	Esel
Wasser	92,2	91,2	92,8	90,2
Feste Stoffe	7,8	8,8	7,2	9,8
Fibrin	0,1	1,0	0,1	0,4
Albuminstoffe	3,2	2,7	4,0	3,5
Fett etc.	3,3	4,9	1,5	3,6
Extractivstoffe	0,4	0,3	0,8	1,6
Salze	0,8	0,8	0,8	0,7

Der Chylus besitzt eine alkalische Reaction und einen salzigen Geschmack; sein spec. Gewicht beträgt 1,018—1,025; kurze Zeit,

schon 10 Minuten nach seiner Entfernung aus dem Körper, gerinnt er; das lockere Coagulum presst, ähnlich wie bei der Lymphe, innerhalb der nächsten 2—4 Stunden ein mehr oder weniger milchweisses Serum aus. Der Chylus enthält 7—10 pCt. feste Stoffe, und dieses Plus von 3—4 pCt. gegenüber der Lymphe kommt ausschiesslich auf Rechnung seines Fettgehaltes. Der höchste Gehalt an Fett ist im Chylus des Hundes zu $6^1/_2$—8 pCt. gefunden worden, im Chylus des Menschen bis zu 5 pCt. Im Pferde- und Ochsenchylus ist der Fettgehalt nie sehr hoch (0,5—1,5 pCt.) gefunden, enthält doch auch das ihnen gereichte Futter (Hafer und Heu) relativ wenig Fette. An morphotischen Elementen enthält der Chylus Lymphkörperchen und, wodurch er sich schon mikroskopisch von der Lymphe unterscheidet, reichlich Fett, überwiegend in feinster staubförmiger Vertheilung, weniger in kleinen Fettropfen oder Fettkügelchen. Durch Schütteln mit Aether lässt sich das Fett vollständig extrahiren; dabei wird der Chylus klar oder nur leicht opalisirend wie die Lymphe.

Die Resorptionsfähigkeit des Darms in einer gegebenen Zeit bewegt sich für die einzelnen Stoffe innerhalb bestimmter Grenzen. Wasser kann vom gesunden Darm in sehr reichlicher Menge aufgenommen werden, ohne dass deshalb die Fäces dünn oder breiig werden. Dagegen erreicht die Fettaufnahme schnell ihre Grenze; nach Bidder und Schmidt resorbirt 1 Kgrm. Hund oder Katze pro Stunde kaum $^1/_2$ Grm. Fett. Damit im Einklang stehen Erfahrungen von C. Voit, nach denen ein grosser Hund von 30 Kgrm. täglich höchstens 300 Grm. Fett verdauen kann. Ebenso hoch geht günstigsten Falles nach Rubner die Resorptionsfähigkeit des menschlichen Darms für Fett. Wird Thieren zu viel Zucker eingeführt, so entstehen leicht Diarrhöen, wahrscheinlich weil ein Theil des Zuckers, soweit er noch nicht resorbirt ist, im Dünn- und Dickdarm der sauren Gährung anheimfällt unter Bildung von Milchsäure, Buttersäure u. A. (S. 172), deren reichliche Anwesenheit die Darmperistaltik anregt; die Fäces reagiren dabei exquisit sauer. Auch die Resorption von Albuminaten im Darm hat ihre Grenze, doch scheint es, als ob ein Uebermaass von Albuminaten, beim Menschen 250—300 Grm. (entsprechend 1250 bis 1500 Grm. Fleisch), beim Hund event. bis zu 400 Grm. vom Darm besser vertragen wird und auch vollständiger zur Resorption gelangt, als dies bei allzu reichlicher Amylaceen- oder Fettnahrung der Fall ist. Werden reichlich Salze: Kochsalz, Natron- und Magnesiumsulfat (sog. Mittelsalze) eingeführt, so entstehen leicht Diarrhöen, indem der Reiz seitens des Salzes eine Secretion von Flüssigkeit (Darmsaft) in das Darmrohr hinein auslöst.

Ausser den im Darm resorbirten Stoffen führt der Chylus noch die Darmlymphe ab, welche ebenso wie die Lymphe anderer Gewebe den Ueberschuss der Gewebsflüssigkeit vorstellt, der um die vom Darm verbrauchten Stoffe verringert, dagegen mit einem Theile der Stoffwechselproducte des Darms beladen ist. Durch den

Chylus und die Pfortaderwurzeln werden dem Blut die resorbirten Nährstoffe zugeführt, welche bestimmt sind, den Ersatz für diejenigen Bestandtheile des Blutes zu liefern, die von den Geweben bei den ständig in ihnen stattfindenden chemischen Umsetzungen verbraucht werden, nämlich: Wasser, anorganische Salze, Eiweissstoffe, Kohlehydrate und Fette.

Findet seitens der unversehrten Haut eine Resorption statt? Dass Stoffe, die eine Aetzwirkung ausüben und so direct die Papillarschicht der Haut freilegen, welche, Dank der reichlichen Verbreitung von Blut- und Lymphgefässen, in hervorragendem Maasse zur Aufsaugung geeignet ist, zur Aufnahme gelangen, liegt auf der Hand.

Gasförmige Substanzen durchdringen mit Leichtigkeit poröse thierische Häute (S. 83). Und wie dies normal, wenn auch in untergeordnetem Maasse, für den Sauerstoff der Luft und die Kohlensäure des durch die Haut strömenden Blutes der Fall ist (S. 97), so geschieht es auch, wenn giftige Gase: Kohlenoxyd, Schwefelwasserstoff etc. auf die Haut geleitet werden, während Mund und Nase, von einer Gummikappe luftdicht umschlossen, die Einathmungsluft aus einem von diesen Gasen freien Raum beziehen, sodass das Eindringen der betreffenden Gase durch die Lunge mit Sicherheit ausgeschlossen ist. Da die Hornschicht der Haut in Wasser und wässerigen Lösungen quillt, also sich damit imbibirt, so könnte, wofern der Imbibitionsstrom bis an die Blut- und Lymphgefässe vordringt, eine minimale Resorption erfolgen; ferner könnten flüssige Stoffe durch die präformirten Poren der Haut eindringen, die Oeffnungen der Schweissdrüsen, der Haarbälge und Talgdrüsen. In diese Poren eindringend, würden die flüssigen Stoffe gleichsam in vorgebildeten Capillarröhrchen aufsteigen, so an das diese Kanäle umspülende Blutgefässnetz gelangen und, insoweit sie diffusibel sind, in das Blut übertreten. Allein für die gewöhnlichen Fälle, wo die Haut von wässerigen Flüssigkeiten oder wässerigen Salzlösungen umspült wird, hat, ungeachtet mehrstündigen Verweilens einer oder mehrerer Extremitäten, ja selbst des ganzen Körpers, den Kopf ausgenommen, im Bade (die nothwendige Cautele vorausgesetzt, dass die Schleimhautöffnungen: Harnröhren-, Scheiden- und Aftermündung sicher verschlossen waren) eine Aufnahme des Badewassers oder der im Wasser gelösten Stoffe überzeugend nicht constatirt werden können. Wenn in einem Jodkaliumbade die Aufnahme von Jodkalium durch die Haut aus dem Uebertritt des Salzes in den Harn nachweisbar ist, so beruht dies darauf, dass ein Theil des Jod verdampft und mit der Inspirationsluft in den Körper eingedrungen ist: denn wird zur Verhütung der Verdunstung die Oberfläche des Bades mit einer Oelschicht bedeckt, so ist der Uebergang von Jodkalium in den Körper nicht mehr nachweisbar. Man kann sich vorstellen, dass Wasser und wässerige Lösungen nicht oder sehr schlecht in die Haut eindringen, weil dem Aufsteigen der Flüssigkeiten von aussen in die Capillarröhrchen der Drüsenausführungsgänge der positive Druck entgegenwirkt, unter dem das Secret der Drüsen abgeschieden und von innen nach aussen fortbewegt wird, ferner, weil wässerige Lösungen zu dem fettigen Inhalt der Hautporen keine chemische Affinität haben, sich schlecht oder gar nicht damit mischen. In der That werden Alkohol, Aether, Chloroform, Stoffe, welche bei Körpertemperatur verdampfen, und Terpentinöl,

das sich, gleich wie die erstgenannten, mit fetthaltigen Flüssigkeiten leicht mischt resp. löst, ebenso in diesen Stoffen gelöste Salze und Alkaloide von der zarten Haut des Kaninchens nach Winternitz leicht, von der festeren Haut des Menschen dagegen nur langsam und in kleinster Menge aufgenommen. Werden Stoffe — am häufigsten hat man dies mit medicamentösen Substanzen versucht — in die Haut verrieben oder, wie dies Röhrig gethan, mittels eines Zerstäubungsapparates (Spray) kräftig auf die Haut applicirt, also mechanisch in die Hautporen eingepresst, so findet auch zweifellos Resorption statt. Danach scheint es also eines äusseren Druckes zu bedürfen, um Stoffe, welche beim einfachen, wenn auch länger hindurch fortgesetzten Contact mit der Haut nicht oder nur minimal eindringen, in letztere einzutreiben. Dass in der That die Hornschicht der Haut für die Aufsaugung hinderlich ist, ergiebt sich daraus, dass nach Entfernung, ja schon nach geringer Abschilferung der Oberhaut so leicht Resorption, z. B. von thierischen Giften (Fäulnissgift u. a.) eintritt, wie dies bei Leichensectionen leider nicht selten beobachtet wird. Soviel ist jedenfalls sicher, dass der Haut, wenn überhaupt, nur ein unbedeutendes Resorptionsvermögen zukommt, und gerade hierin liegt die sehr wichtige und für den Organismus höchst werthvolle Bedeutung der Haut, ein Schutzmittel gegen das Eindringen von schädlichen Stoffen der Aussenwelt in den Körper zu bilden.

6. Die Schicksale des Blutes auf seiner Bahn.

Zerfall und Neubildung der Blutkörperchen. Die im Darm resorbirten Nährstoffe gelangen durch die Chylusgefäss- und die Pfortaderwurzeln (S. 205) in's Blut. Lymphe und Chylus führen aber auch noch neue morphotische Elemente dem Blut zu, nämlich die Lymphkörperchen. Diese entstammen zum überwiegend grössten Theil den mit Lymphkörperchen dicht erfüllten Follikeln der Lymphdrüsen, aus denen die durchströmende Lymphe jene morphotischen Elemente auswäscht (S. 193). Im reticulären Stroma der Darmzotten (S. 201) finden sich ebenfalls Lymphkörperchen, sodass ein Theil der Chyluskörperchen wohl dieser Quelle entstammt, mit dem Chylusstrom aus den Zotten fortgeschwemmt ist. Es würde durch das fortwährende Zuströmen von Lymphkörperchen mit Lymphe und Chylus das Blut mit farblosen Zellen überschwemmt werden, fände nicht auch dauernd ein Verbrauch von farblosen Zellen statt. Es fragt sich nun, welches ist das Schicksal der farblosen Blutzellen und wo erfolgt ihr Zerfall? Aus Gründen, die sich gleich ergeben werden, empfiehlt es sich, diese Frage auch auf die rothen Blutkörperchen auszudehnen und die Schicksale, den Zerfall und die Neubildung der rothen Blutkörperchen zuerst zu besprechen.

Von Veränderungen der rothen Blutkörperchen im circulirenden Blut ist nur wenig Sicheres bekannt. Auch ihr Zerfall wird mehr aus indirecten Erfahrungen erschlossen, als dass er direct

beobachtet wäre. Da alle thierischen Farbstoffe Derivate des Blutfarbstoffs, des Haemoglobin, sind und in der Leber nicht unbeträchtliche Quantitäten von Farbstoffen gebildet werden, welche mit der Galle in den Darm ergossen dort zum Theil verändert (S. 176) und mit dem Koth und Harn aus dem Körper entfernt werden, so folgt schon hieraus, dass dauernd farbige Blutkörperchen zerfallen, deren Farbstoff weiterhin verschiedene Umwandlungen erfährt. Nach H. Quincke dürfte den rothen Blutkörperchen etwa eine vierwöchentliche Lebensdauer zukommen.

Mit Sicherheit sind aber nur wenige Orte bekannt, an welchen dieser Zerfall erfolgt. Einmal ist die Leber dafür in Anspruch zu nehmen. Der Gallenfarbstoff, das Bilirubin ist identisch mit dem Haematoidin (S. 18), demjenigen krystallisirenden eisenfreien Pigment, das sich in Blutextravasaten innerhalb des Körpers bildet. Wahrscheinlich werden hier wie in anderen Organen, wo der Zerfall erfolgt, die dem Untergang entgegengehenden rothen Blutkörper von farblosen Zellen (Leukocyten) „gefressen" (S. 21).

Für den Zerfall der rothen Blutkörperchen in der Leber spricht auch der Befund von Hirt, wonach im Blut der Lebervene sich die weissen Blutzellen etwa dreimal so reichlich als im Blut der Pfortader finden; im Lebervenenblut kommt schon eine weisse Blutzelle auf 170, in der Pfortader dagegen erst auf 520 rothe Blutkörperchen. Für den Zerfall der Blutkörperchen bei der Harnbereitung in den Nieren liegen, abgesehen von den schon (S. 176) angedeuteten chemischen Beziehungen zwischen Haemoglobin, Bilirubin und Harnfarbstoff (Urobilin), keine thatsächlichen Anhaltspunkte vor.

Dagegen giebt es ein anderes Organ, in dem rothe Blutkörperchen mit Sicherheit zu Grunde gehen: die Milz. Aus jeder frischen Milz lassen sich grosse weiche Protoplasmamassen isoliren, in denen bald vollständige rothe, zuweilen etwas abgeblasste und geschrumpfte Blutkörperchen, bald Fragmente derselben, bald endlich vereinzelte rothe oder gelbe Pigmentkörnchen eingeschlossen sind; es sind dies die blutkörperchenhaltigen Zellen, deren Entstehung wohl so zu deuten ist, dass von den, weissen Blutzellen ähnlichen und mit amöboider Bewegung begabten Protoplasmamassen, die sich in dem Milzgewebe finden, rothe Blutkörperchen in den Zellleib hineingezogen worden sind und darin zerfallen. Für den reichlichen Zerfall rother Blutkörperchen in der Milz spricht auch die Beobachtung von H. Nasse, wonach sich in der Milz des Menschen und vieler Thiere, insbesondere alter Pferde und Ochsen gelbliche Körner finden, die im Wesentlichen aus Eisenoxyd bestehen. Das trockene Milzparenchym enthält bei alten Pferden nicht selten Eisen bis zu 5 pCt. seines Trockengewichtes.

Weiss man auch nichts Bestimmtes über die Grösse und den Umfang ihrer Neubildung, so lässt sich doch erschliessen, dass dieselbe unter Umständen recht rege sein kann. Ueber allen

Zweifel ist festgestellt, dass auch nach beträchtlichen Aderlässen sich die rothen Blutkörperchen und damit auch der Haemoglobingehalt des Blutes bei sonst gesunden Thieren und guter Ernährung in wenigen Wochen zu restituiren vermag (S. 25). Wie erfolgt aber die Neubildung rother Blutkörperchen? Die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass, abgesehen von der ersten Anlage der Blutkörperchen, bei der weiteren embryonalen Entwicklung farblose Blutzellen sich in farbige, zunächst noch kernhaltige rothe Blutkörperchen umwandeln. Bei Kaltblütern haben v. Koelliker, v. Recklinghausen u. A. die verschiedensten Zwischenstufen der Umwandlung farbloser Blutzellen zu rothen beobachtet. Dass auch bei Warmblütern die Bildung rother Blutkörperchen sich in gleicher Weise abspielt, dafür bieten die Untersuchungen von Semmer am Blut von Pferden, Katzen und Hühnern sowie eine Reihe pathologischer Erfahrungen genügende Stütze. Ueber die bei dieser Umwandlung vor sich gehenden chemischen Processe, insbesondere über die Bildung und Entstehung des Haemoglobin ist nichts bekannt.

Sind nun die farblosen Blutzellen die Vorstufen und das Bildungsmaterial für die rothen, so hat die Neubildung der ersteren doppeltes Interesse. Wo bilden sich die farblosen Zellen? Als ihre Bildungsstätten sind einmal die Lymphdrüsen bekannt, aus deren Follikeln die Lymphzellen von der durchströmenden Lymphe ausgespült werden (S. 193); die an die Lymphe abgegebenen Zellen werden durch Theilung der in den Drüsen zurückgebliebenen ersetzt. Beim neugeborenen Thiere sind die Lymphdrüsen verhältnissmässig gross, weiterhin erfolgt ihr Wachsthum relativ langsamer als dasjenige anderer Organe. Ein anderer, indess geringerer Theil von den lymphoiden Zellen wird mit der Darmlymphe und dem Chylus aus dem Stroma der Darmzotten (S. 202) und aus den solitären und Peyer'schen Follikeln des Dünndarms ausgespült; letztere Gebilde sind in der That nichts Anderes als einfache oder aggregirte Lymphfollikel.

Eine fernere Quelle für die Bildung farbloser Blutzellen bildet die Milz. Das von Fortsätzen der Milzkapsel nach innen gebildete, von elastischen Fasern (bei vielen Thieren auch von reichlichen glatten Muskelzügen) durchsetzte bindegewebige complicirte Gerüstsystem (Trabekelsystem) der Milz wird von dem Parenchym, der Milzpulpa, erfüllt, das wie die Lymphdrüsen aus einem feinfaserigen, kerntragenden Reticulum besteht, in dessen Maschen weisse Blutkörperchen und den Lymphzellen ähnliche, aber sehr viel grössere farblose Zellen (die eigentlichen Pulpazellen), nur weniger dicht als in den Lymphdrüsen stecken. Die in die Milz eintretende Arterie erhält von der Milzkapsel eine Scheide, welche die Arterie bis in die feinsten Verzweigungen begleitet und sich schliesslich in dem Reticulum verliert. Den in dem Bindegewebsgerüst sich verbreitenden feineren Arterienzweigen sitzen weisse elliptische Körperchen, wie Beeren auf, die Malpighi'schen Körper-

chen oder Follikel der Milz, in der Kalbsmilz mit blossem Auge erkennbar; sie stellen gewissermassen Auflockerungen zwischen Arterienscheide und Adventitia vor, welche von reticulärem Bindegewebe mit eingelagerten Lymphkörperchen erfüllt, also analog den Lymphfollikeln gebildet sind. Die Arterienzweige gehen schliesslich besenreisartig in die feinsten Endästchen, die Penicilli, auseinander, welche sich nach den Untersuchungen von W. Müller frei in die Pulpa öffnen, das Blut ergiesst sich in die Maschen des reticulären Pulpagewebes (die „intermediären Blutbahnen" der Pulpa), sickert zwischen den hier befindlichen lymphoiden Zellen durch und sammelt sich aus diesen wieder in die offenen Anfänge der Venen. Daher findet man auch in dem Reticulum rothe Blutkörperchen, zwischen den Pulpazellen gelagert. Wir stossen hier zum ersten Mal auf ein Organ, in welchem die Blutbahnen gegen das Parenchym nicht durch Gefässwandungen abgeschlossen sind. Indem nun das Blut das Pulpagewebe durchsetzt, spült es lymphoide Pulpazellen reichlich aus, daher das Milzvenenblut auch sehr reich an farblosen Zellen ist. Während das Verhältniss der weissen zu den rothen Blutkörperchen sonst 1 : 720 ist (S. 22), steigt es im Milzvenenblut auf 1 : 70, ja auf 1 : 60, ein Beweis für die Mengen der aus der Milz dem Blut zugeführten farblosen Zellen. Im Gegensatz zu der (S. 209) dargelegten Anschauung, dass die Milz ein Einschmelzungsorgan ist, vertreten Bizzozero u. A. die Auffassung, dass die Milz auch ein Bildungsorgan für rothe Blutkörper ist, weil sie einige Tage nach grossen Blutverlusten die Milz geschwollen und ihr Parenchym reich an kernhaltigen Vorstufen der rothen Blutkörper gefunden haben.

Eine weitere Brutstätte für die Bildung farbloser Blutzellen stellt das rothe Knochenmark vor, dessen Structur im Wesentlichen der der Lymphdrüsen ähnelt. Das Knochenmark ist bei jungen Thieren roth, bei alten gelb, indem bei letzteren ein grosser Theil der Markzellen verfettet. Auch hier werden von dem durchströmenden Blut die den Lymphzellen ähnlichen Markzellen ausgeschwemmt, daher die Markcapillaren und -Venen reich an farblosen Zellen sind. Das Knochenmark erregt, abgesehen hiervon, auch noch in anderer Hinsicht besonderes Interesse, ist es doch dasjenige Gewebe, in dem einzig und allein bei ausgebildeten Säugethieren (auch beim Menschen) bisher mit Sicherheit, zuerst von E. Neumann (1868), regelmässig jene mit rothem Farbstoff erfüllten kernhaltigen Protoplasmamassen, Uebergangsformen zwischen farblosen und farbigen Blutzellen gefunden werden, welche für die Neubildung der rothen Blutkörper so bedeutungsvoll sind. Nach Rindfleisch entstehen die rothen Blutkörperchen im Knochenmark als kernhaltige Zellen „Haematoblasten", welche durch Ausstossen des excentrisch gelegenen Kerns in kernlose Körperchen übergehen, die erst weiterhin sich in die Scheibenform umwandeln, aber zunächst noch kleinere Dimensionen besitzen als

die reifen. Dass indess auch in anderen Organen rothe Blutkörperchen neugebildet werden müssen, geht schon mit Nothwendigkeit daraus hervor, dass auch rothe Blutkörperchen bei Thieren vorkommen, die keine Knochen besitzen, wie die Neunauge und Lamprete (Petromyzon); wo die Neubildung der letzteren stattfindet, ist noch nicht ermittelt.

Endlich gehört ihrem Bau nach gleichfalls hierher die Thymusdrüse, nur dass sie während einer kurzen Lebensepoche besteht und functionirt, um dann einem langsamen Rückbildungsprocess zu unterliegen. Die Thymus, im vorderen Mittelfellraum (der Brusthöhle) gelegen, besteht aus Läppchen, welche ähnliche Structur, wie die Lymphdrüsen zeigen. Die schon von Hewson (1771) ausgesprochene Ansicht, dass die Thymus eine Lymphdrüse ist, dazu bestimmt, in ihren Alveolen neue Lymphkörperchen zu bilden und diese mittels der Lymphbahnen dem Blute zuzuleiten, hat sich mehr und mehr bestätigt. Während der späteren Stadien des Embryonallebens und in der ersten Epoche des Extrauterinlebens, wo das Wachsthum der Gewebe und Organe einer so massenhaften Vermehrung der rothen Blutkörperchen benöthigt, also auch die farblosen Blutzellen, die sich weiterhin in farbige umwandeln, sehr reichlich gebildet werden müssen, unterstützt die Thymus die anderen Brutstätten der morphotischen Blutelemente: die Lymphdrüsen, die Milz und das Knochenmark in ihrer Function als Bildungsorgane der Blutkörperchen. In der späteren Lebenszeit, wo eine so rege Neubildung der Blutzellen nicht mehr erforderlich ist und daher die anderen Bildungsstätten für die morphotischen Blutbestandtheile genügen, fällt die Thymus als entbehrlich der Verfettung anheim und schwindet allmählich, nach Waldeyer bis auf einen noch im Alter nachweisbaren Rest, beim Menschen meist erst mit Beginn der Pubertät, beim Pferde und beim Rind in der Regel schon nach dem zweiten Jahre.

Sind nun aber diese blutbildenden Organe dem Thierkörper unentbehrlich oder kann eins oder das andere von ihnen ohne merkliche Störung fehlen resp. künstlich entfernt werden? Es ist diese Frage mit Bezug auf die vielfach ventilirte Function der Milz nicht ohne Interesse. Nachdem man sich lange vergeblich bemüht hatte, die Function der Milz zu ermitteln, versuchte man, ob der Organismus die Ausrottung der Milz vertrüge. Bardeleben (1844) hat wohl zuerst diese Operation mit Glück ausgeführt. Neuere Untersuchungen haben nun gezeigt, dass die Milz kein absolut unentbehrliches Organ ist, dass indess nach ihrer Entfernung aus dem Körper fast regelmässig die Lymphdrüsen anschwellen und das Knochenmark eine Wucherung seiner Markzellen zeigt. In ihrer Function als Bildner farbloser Zellen können also die Lymphdrüsen und das Knochenmark für die Milz vicariirend eintreten. Abgesehen davon scheint die Milz auch zu der Verdauung in indirecter Beziehung zu stehen, wenigstens sieht man sie regelmässig auf der Höhe der Verdauung anschwellen und gegen

Ende der Verdauung wiederabschwellen. Die Zu- und Abnahme ihres Volumens kommt fast ausschliesslich auf Rechnung ihres vermehrten resp. verminderten Blutgehaltes; es scheint, als ob bei dem gemeinsamen Ursprung der Magen- und Milzarterien aus der A. coeliaca die Milz vermöge ihrer Contractilität einen Regulationsapparat für die Blutströmung zum Magen bildet.

Die Milz ist sehr reich an Producten des Abbaues der Eiweissstoffe. Im ausgepressten Milzsaft sind nachgewiesen: Leucin und Tyrosin (S. 166), Hypoxanthin (S. 225) und Adenin, ferner Cholesterin und verschiedene zum Theil eisenhaltige Pigmente, auch gelbliche Körner von Eisenoxyd (S. 209).

Adenin $C_5H_5N_5$, polymer der Blausäure, ist nach Kossel ein Spaltungsproduct des Nucleins der Zellkerne (S. 22) durch heisse Mineralsäure.

Den Lymph- oder Blutgefässdrüsen werden hie und da zwei Organe angereiht: die Schilddrüse und die Nebennieren.

Die Schilddrüse hat einige Aehnlichkeit mit einer Lymphdrüse. In der jungen Schilddrüse zeigen die Follikel (auch Acini genannt) eine einfache Schicht vollsaftiger Epithelzellen und sind mit einer eiweissreichen klaren Flüssigkeit erfüllt. Mit fortschreitendem Alter veröden diese Follikel mehr und mehr, die Epithelien werden plattgedrückt, usurirt und schliesslich findet sich darin nur eine sehr zähe colloide Masse. Nach Hürthle scheiden die Epithelzellen Colloidtropfen ab, z. Th. unter Zugrundegehen der Zellen. Wegen ihrer reichen Blutversorgung hat man die Schilddrüse für eine Collateralbahn zu den Hirnarterien angesehen, die den Blutstrom zum Gehirn reguliren sollte. Einseitige Ausrottung zieht keine Störungen nach sich. Beiderseitige Ausrottung hat nach Schiff beim Hunde und nach H. Munk beim Affen zumeist schon nach etwa 2 Tagen schwere Störungen zur Folge: Zuckungen und Krämpfe (Tetanie) der Körpermuskeln, zitternder wankender Gang, Beschleunigung der Athem- und Herzbewegungen bis zu stürmischer Herzthätigkeit, allgemeine Abgeschlagenheit; die Thiere können schon am 3.—4. Tage zu Grunde gehen. Nur ganz ausnahmsweise bleiben Hunde danach am Leben; auch wenn sie viele Tage nach der Ausrottung vollkommen gesund erscheinen, erkranken sie später unter den geschilderten Symptomen und gehen zu Grunde. Dagegen vertragen Kaninchen, Schafe und Schweine nach Munk die vollständige Ausrottung. Nach (chirurgischer) Ausrottung der Schilddrüse beim Menschen hat man wiederholt die Intelligenz so abnehmen sehen, dass das betreffende Individuum den Eindruck eines Blödsinnigen machte; zumeist ist damit auch ein allgemeiner körperlicher Verfall verbunden (Cachexia strumipriva). Bei solchen Individuen hat man neuerdings durch innerliche Einverleibung von Thierschilddrüsen oder deren Saft glänzende Heilerfolge erzielt. Die wirksame Substanz des Drüsensaftes ist nach Baumann's Fund ein jodhaltiges Nucleoalbumin (S. 13), dessen Jodgehalt über 9 pCt. beträgt, „Thyrojodin". Schiff, Fuhr, Horsley u. A. legen der Drüse eine grosse Bedeutung bei, insofern sie dazu bestimmt sein soll, ein im Stoffwechsel sich bildendes Gift unschädlich zu machen bezw. auszuscheiden; diese Autoren deuten die schweren Störungen als durch Einwirkung jenes supponirten Giftes auf die Nerven bedingt. Auch die nach vollständiger Ausrottung der Schilddrüsen auftretenden schweren Störungen können auf Verabreichung von Schilddrüsensaft oder Thyrojodin

schwinden. Wenn Thiere nach der vollständigen Ausrottung gesund bleiben, so erkläre sich dies durch das Vorhandensein von Nebenschilddrüsen, welche für die ausgerotteten Hauptdrüsen vicariirend eintreten.

Die Nebennieren besitzen zwar einen mit den Follikeln entfernt ähnlichen Bau, ausserdem aber enthält ihre Marksubstanz ganz gewaltig ausgebildete Nervenzellen. Nach Addison soll eine bisher nur beim Menschen beobachtete eigenthümliche, durch dunkle Braunfärbung der Haut charakterisirte Krankheitsform (Broncekrankheit), welche fast ausnahmslos unter gänzlichem Kräfteverfall zum Tode führt, mit einer Erkrankung (häufig käsigen Entartung) der Nebennieren verbunden sein. Nach Jacobj sollen diese Organe die Peristaltik des Darms hemmen; nach ihrer Ausrottung löst Reizung der Nn. vagi stürmische Darmbewegungen aus, die bei Vagusreizung allein ohne Entfernung der Nebennieren ausbleiben.

Schicksale des Blutplasma auf seiner Bahn. Die Veränderungen, die das Blut während des Strömens durch die Lungencapillaren erfährt, beruhen auf dem Diffusionsaustausch der Gase des Blutes mit der Lungenluft und berühren daher die im Blutplasma enthaltenen Stoffe so gut wie gar nicht. Ebenso wenig erfährt das Btut merkliche Verluste auf seiner Bahn vom linken Herzen bis zu den kleinsten Arterien. Unsere Kenntnisse von den Schicksalen des Blutplasma beschränken sich auf die Veränderungen, welche wir aus dem stofflichen Verlust erschliessen, den das Blut durch die Ausscheidungen seitens der Nieren und der Haut erleidet. Die Ausgaben, die infolge der Bereitung der Verdauungssäfte dem Blut erwachsen, sind zum grössten Theil nur zeitweilige, indem die Verdauungssäfte nur einen intermediären Kreislauf durchmachen (S. 176), nach Erfüllung ihrer Verrichtungen bis auf kleine Antheile aus der Darmhöhle resorbirt werden und durch die Pfortaderwurzeln in's Blut zurückkehren. Ferner nimmt das Pfortaderblut alle Nährstoffe, mit Ausnahme des Fettes, aus dem Darmrohr auf (S. 205).

Bildung von Glycogen und Zucker in der Leber. Abgesehen von der schon betrachteten Gallenbereitung kommt der Leber noch eine Function zu, die man kurz als die Zuckerbildung und Glycogenbildung (Glycogénie) bezeichnet. Cl. Bernard hatte zuerst (1848) in der Leber constant einen nicht unbeträchtlichen Zuckergehalt gefunden und weiter gezeigt, dass der Zuckergehalt in der Leber je nach der Ernährung der Thiere innerhalb weiter Grenzen schwankt. Später (1857) erkannte er und gleichzeitig Hensen, dass nur wenig Zucker in der Leber während des Lebens vorhanden ist, viel reichlicher ein anderes, leicht in Zucker übergehendes Kohlehydrat, Glycogen (Zuckerbildender Stoff), und dass nach dem Tode durch ein diastatisches Ferment in der Leber das Glycogen ziemlich schnell in Zucker umgewandelt wird. Wie die absterbende Leber, so wirkt auch das

Blut diastatisch, daher das Lebervenenblut, in das jenes Kohlehydrat übertrete, sich vor dem Pfortaderblut durch einen grösseren Gehalt an Zucker auszeichne. In den Leberzellen ist das Glycogen vorzugsweise um die Zellkerne in eckigen Körnchen (S. 159) abgelagert. Das Glycogen, durch Auskochen der noch lebenswarmen Leber mit Wasser und Fällung des vom Eiweiss befreiten Decoctes mit Alcohol gewonnen, ist, rein dargestellt, eine weisse amorphe stickstofffreie Substanz, welche in Wasser sich löst oder, wie die opalisirende Beschaffenheit seiner Lösung zeigt, wohl nur aufquillt; in verdünnten Alkalien löst es sich klar, mit Jodlösung färbt es sich burgunderroth bis mahagonibraun wie Dextrin (S. 117). Es steht seinen Eigenschaften nach zwischen Amylum und Dextrin (auch kommt ihm ebenfalls die Formel $C_6H_{10}O_5$ oder ein Mehrfaches davon [S. 116] zu) und ist als Anhydrid des Traubenzuckers aufzufassen. Verdünnte Mineralsäuren, Malz-, Speichel-, Pancreasdiastase, ebenso Blut verwandeln es zunächst in einen dextrinartigen Stoff, dann in Zucker (und zwar die Fermente in Maltose [S. 128] und schliesslich in Traubenzucker); verdünnte Salpetersäure oxydirt es, wie das Amylum, zu Oxalsäure. Bei ungenügender Nahrung vermindert sich der Gehalt der Leber an Glycogen; nach längerer Inanition, bei Kaninchen schon nach 5 Tagen, bei Hunden erst nach 14—18 Tagen, verschwindet es aus der Leber bis auf Spuren. Im Einklange damit zeigt auch die Glycogenmenge in der Leber eine tägliche periodische Schwankung, insofern sie nach Nahrungsaufnahme regelmässig steigt, besonders wenn reichlich Kohlehydrate genossen werden, und nach Külz 14—16 Stunden nach der Mahlzeit ihren Höhepunkt erreicht. Die wesentlichsten Glycogenbildner sind stickstofffreie Substanzen, namentlich die Zuckerarten; durch Einführung von Stärke, Trauben-, Rohr-, Frucht- und Milchzucker, von Gummi und Pflanzenschleim sowie von Glycerin in den Darm steigt die Menge des in der Leber gebildeten Glycogen beträchtlich an. Dass die Entstehung des Glycogen in erster Linie in den Kohlehydraten der Nahrung gesucht werden muss, ergiebt sich daraus, dass das infolge mehrtägiger Inanition glycogenfreie Lebergewebe den mit dem Blutstrom ihm zugeführten Zucker dem Blut unter Bildung von Glycogen zu entziehen vermag; bei einer solchen directen Umwandlung von Zucker zu Glycogen müsste aus ersterem Wasser austreten (Theorie von der Anhydridbildung des Glycogen). Es scheint danach die Glycogenbildung in der Leber die Bedeutung zu haben, dass lösliche und leicht zersetzliche Kohlehydrate in einer schwerer löslichen Form deponirt und so Vorräthe an Kohlehydraten aufgespeichert werden, gewissermassen ein Reservefonds gebildet wird, der in Zeiten der Noth, wo dem Organismus eine ungenügende Nahrung zu Gebote steht, angegriffen wird und durch seinen Zerfall anderweitiges Körpermaterial (Eiweissstoffe und Fette), eine Zeit lang wenigstens, vor dem Verbrauch schützt. Im Einklang

damit steht die Thatsache, dass beim Hungern zuerst das Leberglycogen angegriffen wird und nach kürzerer oder längerer Inanition bis auf Spuren schwindet. Erfolgt die Bildung des Glycogen in erster Linie aus den Kohlehydraten der Nahrung, so sind doch auch Eiweissstoffe Glycogenbildner: lässt man Kaninchen mehrere Tage hungern, bis ihre Leber glycogenfrei ist, und giebt ihnen dann Eiweiss (Fibrin, Casein, Eieralbumin, Muskeleiweiss) oder Leim, so findet man in der Leber wieder Glycogen. Dagegen erweist sich Fett bei innerlicher Einführung unfähig, Glycogen zu bilden.

Die Lehre Bernard's von der Zuckerbildung in der Leber aus Glycogen schien der weiteren Forschung nicht Stand zu halten. Pavy hat gezeigt, dass die Leber, dem wo möglich noch lebenden Thiere entzogen und in kürzester Frist verarbeitet, hauptsächlich Glycogen und sehr wenig Zucker enthält; auch glaubte er das Lebervenenblut nicht zuckerreicher zu finden als das Pfortaderblut. Pavy kam infolge dessen zu der Anschauung, dass die Zuckerbildung eine postmortale Erscheinung ist, bedingt durch die diastatische Wirksamkeit der beim Absterben der Leber frei werdenden Fermente. Bestätigungen der Pavy'schen Angaben führten dazu, der Leber das vitale Vermögen der Zuckerbildung abzusprechen und ihr nur die Function der Glycogenbildung zu lassen.

In neuerer Zeit hat, noch entschiedener als Bernard, Seegen die vitale Zuckerbildung in der Leber vertheidigt, die er für eine der wichtigsten Functionen des Stoffwechsels erachtet. Einmal findet er auch in den frisch ausgeschnittenen, noch lebenswarmen Lebern etwa 0,5 pCt. Zucker, unabhängig von der Art der Ernährung, und eine rasche Zuckerzunahme in der ausgeschnittenen „überlebenden“ Leber, ohne dass der Glycogenbestand eine wesentliche Abnahme erleidet. Da ferner auch bei Fettfütterung, bei der nahezu kein Glycogen gebildet wird, und beim Hunger, wo das Glycogen sehr rasch auf ein Minimum sinkt, ständig Zucker aus der Leber durch das Lebervenenblut ausgeführt wird, dürfte das Leberglycogen an der Zuckerbildung kaum betheiligt sein. Der Leberzucker bildet sich wahrscheinlich aus Eiweissstoffen; denn auch bei der Fütterung mit Peptonen nahm der Leberzucker auf das Dreifache zu; hier zeigte das Pfortaderblut den niedrigsten Zuckergehalt, 0,13 pCt., das Lebervenenblut 0,25 pCt., also das Doppelte, dagegen das Blut der Carotis und Cruralis nur 0,15 pCt. Zucker. Hinwiederum sinkt, nach Ausschaltung der Leber aus dem Kreislaufe, der Zuckergehalt des Blutes sehr schnell bis auf $1/3$ seines ursprünglichen Werthes. Unter Berücksichtigung der Geschwindigkeit der Blutströmung in der Leber und der das ganze Organ in 24 Stunden durchsetzenden Blutmenge würden bei einer Zunahme des Zuckergehaltes vom Lebervenenblut gegenüber dem Pfortaderblut um 0,05 pCt., je nach der Grösse der Thiere, 100 bis 150 Grm. Zucker aus der Leber aus- und in den allgemeinen

Kreislauf übergeführt werden. Diese beträchtliche, in den Kreislauf transportirte Zuckermenge muss in den Geweben umgesetzt werden, da der Zuckergehalt des Blutes in der Norm nie erheblich über 0,15 pCt. ansteigt und ebenso in der Norm der Harn zuckerfrei ist.

Eine Beziehung der Bildung und Anhäufung des Glycogen zur Gallenbildung besteht kaum, wohl aber zur Fettbildung in der normalen Leber. Junge Protoplasmen, farblose Blutzellen, Eiterzellen und alle embryonalen Gewebe enthalten Glycogen; demnach scheint für den Aufbau und das Wachthum der Zellen das Glycogen von Bedeutung sein. O. Nasse hat ferner gezeigt, dass der Muskel relativ viel Glycogen (0,3 bis fast 1 pCt.) enthält und diesen Stoff bei der Contraction verbraucht. Das Muskelglycogen nimmt, wie das Leberglycogen, bei der Verdauung von Kohlehydraten (und Eiweiss) nach Külz zu; allein ob das Muskelglycogen aus der Leber stammt, ist um so mehr zweifelhaft, als nach mehrtägigem Hungern, wenn die Leber bereits glycogenfrei ist, der Glycogenvorrath in den Muskeln sich nach Külz und Aldehoff noch fast unversehrt erweist. Hinwiederum beeinflusst angestrengte Muskelarbeit den Glycogengehalt der Leber recht erheblich; ein Hund, den Külz 2 Stunden im Tretrade laufen liess, büsste sein Leberglycogen völlig ein; dasselbe ist der Fall bei Thieren, die starker Abkühlung ausgesetzt werden. Umgekehrt kann durch Schlaf und durch Mittel, welche die Muskelthätigkeit ausschalten und Schlaf herbeiführen, sog. Narcotica, der Glycogengehalt der Muskeln beträchtlich zunehmen.

Es verdient noch Erwähnung, dass pathologisch bald dauernd, bald nur vorübergehend eine Ausscheidung von Traubenzucker durch den Harn stattfindet; man bezeichnet diesen Zustand als Zuckerharnruhr oder Diabetes mellitus und, wenn er nur vorübergehend ist, als Glycosurie oder Melliturie. Cl. Bernard gelang es, künstlich Thiere in Glycosurie zu versetzen und zwar durch Verletzung des Bodens vom 4. Hirnventrikel: diese Operation hat unter dem Namen des Zuckerstichs oder der Piqûre eine grosse Berühmtheit erlangt; wir kommen auf diese Frage gelegentlich der Verrichtungen des verlängerten Marks noch zurück. Hier sei nur angeführt, dass dieser nervöse Eingriff höchst wahrscheinlich dadurch Zuckerausscheidung durch den Harn bewirkt, dass durch Vermittlung nervöser Bahnen (der Nn. splanchnici) die Circulationsverhältnisse in der Leber gestört und damit das Leberglycogen reichlich in Zucker übergeführt wird und in's Blut übertritt; infolge des grossen Zuckergehaltes im Blut geht Zucker auch in den Harn über. Dass indess, entsprechend der Seegen'schen Anschauung der Zucker auch aus anderen Stoffen als aus Glycogen hervorgehen kann, erhellt aus Versuchen v. Mering's, denen zufolge auch bei (durch protrahirten Hunger) glycogenfreien Thieren durch Einspritzung des Glycosids Phlorizin eine sehr starke Glycosurie hervorgerufen werden kann; hier muss der Zucker wohl aus dem Eiweiss gebildet werden. Endlich hat Ausrottung des Pancreas nach v. Mering und Minkowski Dia-

betes zur Folge; die stetige Zuckerausscheidung führt trotz reichlicher Nahrungszufuhr schon nach wenigen Wochen zum Tode.

Um die Veränderungen, die das Blut während der Circulation durch die Leber erfährt, festzustellen, sind vergleichende Analysen des Blutes der Pfortader und der Lebervenen ausgeführt worden, aus denen hervorzugehen scheint, dass das die Leber durchströmende Blut an die Leber feste Stoffe (etwa 2 pCt.) abgiebt, besonders Fette und Salze. Von dem in der Leber gebildeten oder ihr zum Theil mit dem Pfortaderblut zugeführten Cholesterin und Lecithin geht ein Theil in die Galle (S. 155), ein anderer geringerer, zugleich mit dem in der Leber gebildeten Zucker in das Lebervenenblut über. Ferner ist nach v. Schröder und Nencki die Leber eine der wesentlichen Bildungsstätten für den Harnstoff. Wird die dem eben getödteten Hunde entnommene „überlebende" Leber bei Körperwärme mit Blut durchspült, dem Ammonsalze zugesetzt sind, sodass das Gewebe mit dem durchgeleiteten Blut allseitig in Berührung kommt, so findet man in dem aus der Lebervene ausfliessenden Blut einen Theil der Ammonsalze in Harnstoff umgewandelt.

Ebenso ist nach Minkowski bei denjenigen Thieren, in deren Harn Harnsäure die Stelle des Harnstoffs vertritt, so bei Vögeln und Reptilien, die Leber gleichfalls die Bildungsstätte für die Harnsäure. Schliesst man die Leber bei Vögeln aus dem Kreislauf aus oder exstirpirt man sie, so enthält der danach gelassene Harn nur Spuren von Harnsäure und statt dieser reichlich Ammonsalze und Milchsäure; also muss die Leber in der Norm auch die ihr zugeführte Milchsäure zerstören.

Die Leber der Säugethiere enthält 28—29 pCt. feste Stoffe, darunter nur 0,8 pCt. anorganische Salze (vorwiegend Kaliumphosphat); von organischen Stoffen: Albumin, Nucleoalbumin, etwas Hypoxanthin (S. 225) und Adenin (S. 213), Glycogen und etwas Zucker, mehr oder weniger reichlich Fett.

Was endlich die Veränderungen anlangt, welche das Blut beim Hindurchströmen durch die Nieren erleidet, so ist aus den vergleichenden Untersuchungen des Blutes der Nierenarterie und Nierenvene von Picard und Gréhant nur bekannt, dass das Arterienblut 2—3 mal so reich an Harnstoff ist als das Venenblut. Bei den vielen Stoffen indess, die mit dem Ausscheidungsproduct der Nieren, dem Harn, den Körper verlassen, müssen die stofflichen Verluste, die das Blut auf der Bahn durch die Nieren erfährt, viel umfangreicher sein; es müssen ausser dem Harnstoff reichlich Wasser, Salze und eine Reihe anderer Stoffe vom Blute abgegeben werden. Die Lücke, welche die vergleichende Untersuchung des zu- und abführenden Blutes hier noch lässt, wird einigermassen dadurch ausgefüllt, dass wir die qualitative und quantitative Zusammensetzung der Nierenausscheidung, des Harns, ziemlich genau kennen und danach die Ausgaben, die dem Blut für die Zwecke der Harnbereitung erwachsen, annähernd abschätzen können.

7. Die Ausscheidungen aus dem Körper.

Die Lymphe ist dazu bestimmt, die Ueberschüsse der die Gewebe mit Ernährungsmaterial aus dem Blut versorgenden Parenchymflüssigkeit, vereint mit einem Theil der von den Geweben selbst gebildeten Zerfallsproducte, dem Blute zuzuführen. Ausserdem gelangen mit dem venösen Blut eine beträchtliche Menge von Stoffen in die Cirkulation, welche von den Geweben bei den ständig in ihnen stattfindenden Umsetzungen gebildet werden und für die Zwecke des thierischen Körpers unbrauchbar sind, Zerfallsproducte der organischen Körper- und Nahrungsbestandtheile, welche im Blute sich anhäufend schwere Störungen in dem Gang der thierischen Maschine hervorrufen würden. Diese Stoffe, die man deshalb wohl auch als „Auswurfsstoffe“ bezeichnet, müssen aus dem Blute entfernt werden, und Ausscheidungen dieser Art, die dem Organismus keinen Dienst weiter leisten sollen, sondern nur die Bestimmung haben, aus dem Körper entfernt zu werden, das Blut von den ihm ständig aus den Geweben zugeführten Auswurfsstoffen zu reinigen und es zugleich der über den Bedarf aufgenommenen Ueberschüsse an und für sich brauchbarer Stoffe, wie des Wassers und gewisser Salze zu entledigen, bezeichnet man als Excrete zum Unterschied von den Secreten. Hierzu gehört in erster Linie die Ausscheidung der Nieren, der Harn, und die Ausscheidung der Haut, der Schweiss.

Während die Zerfallsproducte der C-, H- und O-haltigen Verbindungen (Kohlehydrate, Fette) in Form von Kohlensäure und Wasserdampf zumeist durch die Lungen den Körper verlassen, wird Stickstoff, wenigstens bei den Carnivoren und Omnivoren, so gut wie gar nicht in Gasform vom Körper ausgeschieden (S. 76). Der Thierkörper ist, wie gleich vorweg genommen sein mag, nicht im Stande, N-haltige Verbindungen bis zu den letzten Endproducten zu zersetzen und zu verbrennen, also z. B. Eiweissstoffe in N, CO_2, H_2O und SO_3 zu spalten und zu oxydiren, es entstehen vielmehr eigenthümliche feste, aber im Blutplasma lösliche Stickstoffverbindungen, die als solche für den Organismus unbrauchbar aus dem Körper eliminirt werden müssen. Die vorzüglichste Abzugsquelle für diese nicht mehr brauchbaren Stickstoffverbindungen bildet der Harn; eine geringere Bedeutung kommt in dieser Hinsicht dem Schweiss zu. Functioniren infolge krankhafter Processe diese Ausscheidungsorgane ungenügend, so treten binnen Kurzem schwere Störungen auf, die bei einer gewissen Höhe der Leistungsunfähigkeit jener Organe infolge von Zurückhaltung der Auswurfsstoffe, insbesondere der N-haltigen, im Blut das Leben ernstlich zu gefährden, ja sogar zu zerstören im Stande sind.

Harn.

Durch den Harn werden aus dem Körper herausgeschafft, einmal die Ueberschüsse des dem Organismus zugeführten Wassers und der anorganischen Salze, ferner die Umsatzproducte der Gewebsbestandtheile und zwar in erster Linie der stickstoffhaltigen, für welche, da sie nicht in Gasform auftreten, eine Ausscheidung durch die Lungen- oder Hautausdünstung nicht möglich ist, endlich gelegentlich dem Körper einverleibte und in's Blut resorbirte „heterogene“ Stoffe, sei es, dass diese verändert worden sind oder nicht. Es stellen demnach die Nieren gewissermassen einen Blutreinigungsapparat vor.

Gelegentlich der chemischen Zusammensetzung des Blutserums (S. 14) ist bereits angedeutet worden, dass die Art der Ernährung den Gehalt des Blutes an Alkalien stark beeinflusst. Bei vegetabilischer Ernährung (bei Pflanzenfressern) ist das Blut stärker alkalisch und enthält eine grössere Menge von Natriumcarbonat, als bei animalischer Nahrung (bei Fleischfressern), während bei dieser wiederum der Gehalt des Blutes an Phosphaten höher ist, als bei jener. Entsprechend der verschiedenen Zusammensetzung des Blutserum bei verschiedener Ernährung kann auch der Harn qualitative und quantitative Verschiedenheiten darbieten. In der That zeigt der Harn der Carnivoren eine ganz andere Beschaffenheit, als der der Herbivoren. Der Harn der Carnivoren ist klar, reagirt sauer, ist meist ziemlich concentrirt, reich an Harnstoff und Phophaten und enthält Harnsäure. Dagegen ist der Harn der Herbivoren von alkalischer Reaction, reich an Carbonaten, sodass er meist auf Zusatz von Säure aufbraust (CO_2-Entwicklung), sehr arm an Phosphaten, besitzt einen hohen Gehalt an Hippursäure, dafür an Harnstoff weniger als der Carnivorenharn. Dass diese Verschiedenheiten ausschliesslich von der Art der Ernährung abhängen, ergiebt sich schlagend daraus, dass es einzig und allein durch Abänderung des Ernährungsmodus gelingt, einen Herbivoren in einen Carnivoren zu verwandeln. Lässt man den Herbivoren hungern, sodass er gezwungen wird, auf Kosten seiner Körpersubstanz zu leben, so ist er in einen Carnivoren verwandelt: sein Harn zeigt alle Charaktere eines Carnivorenharns. Umgekehrt nähert sich die Beschaffenheit des Carnivorenharns der eines Herbivoren, sobald man einem Carnivoren statt der Fleischkost ausschliesslich vegetabilische Nahrung gibt. Der Harn der Omnivoren steht gewissermassen in der Mitte zwischen dem der Carnivoren und der Herbivoren. Führt der Omnivore mehr animalische Nahrung ein, wie der Mensch, so nähert sich sein Harn mehr dem der Carnivoren, führt er mehr vegetabilische Nahrung ein, wie das Schwein, so nähert sich sein Harn mehr dem der Herbivoren, wird neutral, ist aber dabei meist klar.

Ein fernerer fundamentaler Unterschied ist gegeben durch die Grösse der mit dem Harn ausgeschiedenen Wassermengen

im Verhältniss zu der durch die Athmung (Lungen- und Hautausdünstung) in Gasform verausgabten. Von dem durch den Harn und durch die Athmung fortgehenden Wasser kommen

beim Carnivoren	(Hund)	70 pCt.	auf den Harn,	30 pCt.	auf die Athmung
Omnivoren	(Mensch)	60 „	„ „ „	40 „	„ „ „
Herbivoren	(Pferd)	30 „	„ „ „	70 „	„ „ „

Es ist demnach der Harn der relativ bedeutendste Ausscheidungsweg für den Wasserüberschuss des Organismus beim Carnivoren, während umgekehrt beim Herbivoren nur wenig Wasser mit dem Harn herausgeht, die bei weitem grösste Menge, nahezu die $2\frac{1}{2}$ fache von der des Harns durch die Athmung eliminirt wird; der Mensch steht zwischen beiden so ziemlich in der Mitte, nur dass er sich mehr den Carnivoren nähert, als den Herbivoren. Genauere Daten dafür sollen bei der Bilanz des Stoffwechsels beigebracht werden.

Es empfiehlt sich daher, den Harn des Menschen, des Hundes und des Pferdes als der Vertreter der drei Hauptgattungen gesondert zu behandeln und etwaige bemerkenswerthe Eigenthümlichlichkeiten des Harns der übrigen Säugethiere gelegentlich einzufügen.

Der normale **Harn des Menschen** ist, frisch entleert, klar, von hellgelber bis gelbrother Farbe, von schwach, aber deutlich saurer Reaction, einem bitterlich salzigen Geschmack und einem eigenthümlichen, fleischbrühartigen Geruch, der in der Kälte verschwindet, jedoch beim Erwärmen wiederkehrt. Sein spec. Gewicht schwankt zwischen 1,005 und 1,030 und beträgt im Mittel 1,015. Ein erwachsener Mensch scheidet bei Genuss ausreichender Nahrung und Getränkes in 24 Stunden 1500—1700 Ccm. mit einem spec. Gewicht von 1,020 resp. 1,017 aus. Die Temperatur des Harns ist die des kleinen Beckens, rund 39° C. Nach einigem Stehen setzt sich aus dem klaren Harn eine schwache Trübung in Form eines Wölkchens (nubecula) ab, das aus den abgestossenen und mit dem Harn ausgespülten Epithelzellen der Harnwege, insbesondere den grossen Plattenepithelien der Blase und aus vereinzelten Schleimkörperchen (Lymphkörperchen) besteht. An Wasser enthält der Harn 96—97 pCt., also 3—4 pCt. feste Stoffe; annähernd kann man den procentischen Gehalt an festen Stoffen finden, wenn man die 2. und 3. Dezimale des spec. Gewichtes mit 0,233 (Haeser'sche Zahl) multiplicirt; so entsprächen einem Harn von 1,016 spec. Gewicht: $16 \times 0{,}233 = 3{,}73$ pCt. feste Stoffe. Im Durchschnitt entleert ein erwachsener Mensch pro Tag mit dem Harn 60 Grm. fester Stoffe, von denen etwa $\frac{2}{3}$ organischer und $\frac{1}{3}$ anorganischer Natur sind. Von organischen Stoffen finden sich darin überwiegend Harnstoff, demnächst Harnsäure, ferner Kreatinin, ein wenig Hippursäure, Xanthin, Hypoxanthin, Harnfarbstoffe und endlich Phenol und Indigo, beide mit Schwefelsäure gepaart. (Gerinnbares) Eiweiss findet sich im normalen Harn nicht, nur etwas Schleim (Mucin

[S. 127] oder Nucleoalbumin [S. 13]). Von anorganischen Salzen enthält der Harn: vorherrschend Chlor in Verbindung mit Natrium, weniger mit Kalium, sodann Schwefelsäure in Verbindung mit Ammoniak, Phosphorsäure gebunden an Kalium in Form des Monokaliumphosphat KH_2PO_4 (saures phosphorsaures Kalium) und ferner gebunden an Calcium und Magnesium; endlich Ammonsalze und Spuren von Eisen. Von Gasen finden sich nach Pflüger bis zu 14 Volumproc. auspumpbarer Kohlensäure.

Der wichtigste organische Bestandtheil ist der Harnstoff, demnächst die Harnsäure.

Der Harnstoff CH_4N_2O, Urea (abgekürzt $\overset{+}{U}$) oder Carbamid ist das Biamid der Kohlensäure $CO\langle^{NH_2}_{NH_2}$, besteht beinahe zur Hälfte (46,7 pCt.) aus Stickstoff. Er krystallisirt in weissen, vierseitigen Prismen, bei gestörter oder zu rascher Krystallisation in feinen Nadeln. In Wasser und Alcohol ist er leicht, in Aether kaum löslich, schmeckt bitterlich kühlend, wie Salpeter und ist ziemlich hygroskopisch. Die wässerige Lösung reagirt neutral. Beim Erwärmen trocknen Harnstoffs über 100° schmilzt er bei 132° und zersetzt sich weiter unter Entwicklung von Ammoniak, Cyanursäure und Biuret. Starke Mineralsäuren und Alkalien verwandeln beim Erhitzen den Harnstoff, unter Aufnahme der Elemente des Wassers, in Ammoniumcarbonat: $CH_4N_2O + 2H_2O = (NH_4)_2CO_3$. Hierauf gründet sich die Methode von Heintz und Ragsky (Erhitzen des Harnstoffs mit concentrirter Schwefelsäure) und die von Bunsen (Erhitzen mit Bariumhydroxyd) zur quantitativen Harnstoffbestimmung; bei jener wird aus der Quantität des gebildeten Ammoniaks, bei dieser aus der Menge der gebildeten Kohlensäure die Menge des Harnstoffs berechnet. Dieselbe Umsetzung geht langsam schon in einer wässerigen Harnstofflösung vor sich, wenn sie lange Zeit gekocht wird, sicher und vollständig, wenn man wässerige Harnstofflösung im geschlossenen Glasrohr auf 180° C. 4—6 Stunden lang erhitzt. Dieselbe Zersetzung erleidet der Harnstoff endlich bei längerem Stehen des Harns an der Luft durch Fermente oder beim Blasenkatarrh schon in der Blase. Unterbromigsaures Natron zersetzt den Harnstoff in Stickstoff, Kohlensäure und Wasser ($CON_2H_4 + 3NaBrO = CO_2 + N_2 + 2H_2O + 3NaBr$); auf der Messung des so entbundenen Stickstoffgases beruht die Knop-Hüfner'sche Methode der Harnstoffbestimmung. Wenngleich seine wässerige Lösung neutral reagirt, so verbindet sich doch der Harnstoff als Basis mit Säuren (Salpetersäure, Oxalsäure; beide Verbindungen $CON_2H_4 . HNO_3$ resp. $CON_2H_4 . C_2H_2O_4$ sind in Salpetersäure bezw. Oxalsäure unlöslich, werden daher durch concentrirte Salpeter- bezw. Oxalsäure aus nicht zu verdünnten Harnstofflösungen krystallinisch ausgefällt), als Säure mit Basen (Quecksilberoxyd) und endlich mit Salzen (salpetersaures Quecksilberoxyd, Kochsalz). Auf der Ausfällung von 2 Mol. Harnstoff durch 4 Mol. salpetersaures Quecksilberoxyd beruht die von Liebig angegebene Methode der Harnstoffbestimmung im Harn: im Niederschlag $(CON_2H_4)_2Hg(NO_3)_2 + 3HgO$ besteht zwischen Harnstoff und Quecksilberoxyd ein constantes Verhältniss von 10 : 72. Die im Harnstoff vorkommenden H-Atome können durch Radicale (Methyl, Aethyl etc.) ersetzt werden; es entstehen so die substituirten Harnstoffe z. B. $CON_2H_3 . C_2H_5$ Aethylharnstoff.

Der Harnstoff ist der erste synthetisch aufgebaute organische Körper. Wöhler zeigte (1828), dass man Ammoniumcyanat $(NH_4)CNO$, das durch Erhitzen von Ferrocyankalium mit Braunstein und Zersetzen des gebildeten Kaliumcyanat mittels Ammonsulfat darstellbar ist, durch einfaches Erhitzen in Harnstoff überführen kann: $(NH_4)CNO = CO\begin{matrix} \diagup NH_2 \\ \diagdown NH_2 \end{matrix}$. Seitdem sind noch andere Methoden der synthetischen Darstellung des Harnstoffs bekannt geworden.

Der Harnstoff ist das Endproduct des Abbaues der Eiweissstoffe im Thierkörper, er ist diejenige Verbindung, der im Verhältniss zu ihrem N-Gehalt der geringste C-Gehalt zukommt (Eiweissstoffe enthalten 1 Atom N auf $3^1/_2$ Atome C, Harnstoff 1 Atom N auf $^1/_2$ Atom C), daher die Grösse seiner Ausscheidung ein Maass für den Umfang der Eiweisszersetzung im Thierkörper abgibt. Bei reichlicher Eiweisszufuhr in den Darm steigt die Menge des entleerten Harnstoffs an, um bei Herabsetzung der Eiweissmenge in der Kost wieder zu fallen. Bei vollständiger Inanition sinkt die Harnstoffausscheidung schon nach einigen Tagen auf eine geringe Grösse, beim Menschen etwa 12 Grm. per Tag, auf der sie sich bis kurz vor dem Hungertod constant erhält. Bei Betrachtung des Allgemeinen Stoffwechsels sowie der chemischen Zersetzungsprocesse in den Geweben soll auf die Frage des Eiweissabbaues und der hierbei auftretenden Vor- resp. Zwischenstufen zwischen Eiweiss und Harnstoff näher eingegangen werden. Nach v. Schröder ist die Leber wahrscheinlich als die Hauptbildungsstätte des Harnstoffs anzusehen (S. 218). Ein erwachsener Mensch scheidet bei mittlerer Kost in 24 Stunden etwa 35 Grm. Harnstoff, also rund 0,5 Grm. Harnstoff pro Körperkgrm. aus. Die Harnstoffausscheidung zeigt ebenso wie die Puls-, Athemfrequenz etc. eine tägliche Periode, welche von der Nahrungsaufnahme und dem für kürzere oder längere Zeit danach gesteigerten Eiweissumsatze abhängt. Mit Tagesbeginn höher als in der Nacht, sinkt sie von Morgens 9 Uhr bis Mittags 1 Uhr, steigt dann nach eingenommener Hauptmahlzeit schon in der darauf folgenden Stunde, um 4—5 Stunden nach der Mahlzeit ihr Maximum zu erreichen (5 Grm. Harnstoff per Stunde), fällt in den nächsten zwei Stunden bis gegen Einnahme der Abendmahlzeit und steigt danach wieder ein wenig an.

In viel geringerer Menge als der Harnstoff, aber nächst ihm die wichtigste organische Verbindung stellt im Menschenharn die Harnsäure vor.

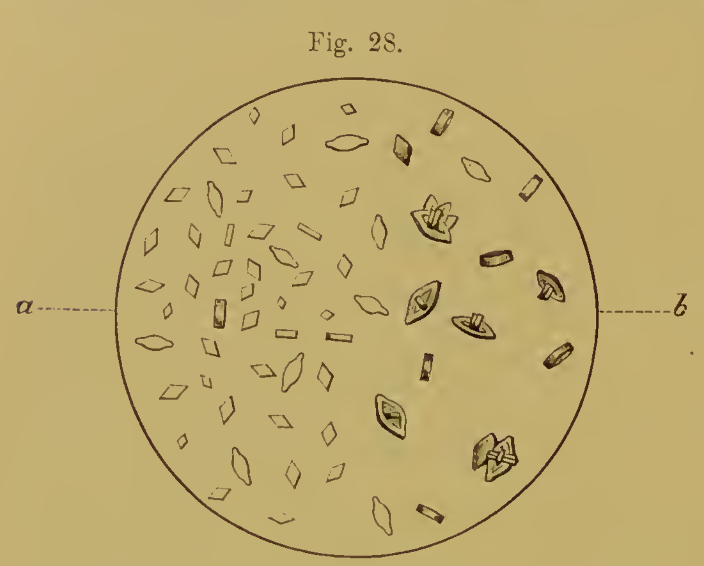
Die reine Harnsäure $C_5H_4N_4O_3$, Acidum uricum (abgekürzt U), bildet ein weisses krystallinisches Pulver. In Wasser ist sie nur wenig löslich (1 Th. in 14000 Th. kalten oder 1800 Th. warmen Wassers), unlöslich in Alcohol und Aether. In kohlensauren und phosphorsauren Alkalien löst sie sich, indem sie den Salzen einen Theil ihrer Basis entziehend, saures harnsaures Salz bildet:

$$C_5H_4N_4O_3 + Na_2HPO_4 = C_5H_3NaN_4O_3 + NaH_2PO_4$$

Harnsäure Dinatriumphosphat saures harns. Natron Mononatriumphosphat

In letzterer Form befindet sich die Harnsäure im sauren Harn. Auf Zusatz von Aetzalkalien entstehen neutrale harnsaure Salze; letztere sind in Wasser löslicher, als die sauren Salze. Aus diesen Lösungen fällt die Harnsäure auf Zusatz hinreichender Menge von stärkerer Säure (auch Essigsäure) wieder aus, und zwar in kleinen rhombischen Tafeln, häufig mit spindelförmigen Enden (Fig. 28, a), während die aus dem Harn spontan abgeschiedene Harnsäure zumeist die Wetzstein- und Fassform, zuweilen Trommelschlägelform zeigt (b). Auf Harnsäure giebt es eine ausserordentlich scharfe Reaction, die

Fig. 28.



Harnsäure; bei a durch Salzsäurezusatz aus harnsaurem Alkali, bei b aus Harn spontan ausgeschieden.

Murexidprobe. Befeuchtet man auf einem Porzellandeckel eine Spur Harnsäure mit einigen Tropfen Salpetersäure und erwärmt, so löst sich die Harnsäure unter Zersetzung und Gasentwickelung (N, CO_2); dampft man dann vorsichtig zur Trockne ab, so bleibt ein gelbröthlicher Rückstand, der auf Zusatz einer Spur Ammoniak sich prachtvoll purpurroth färbt (purpursaures Ammoniak, Murexid), auf Zusatz von Kali- oder Natronlauge eine schöne tiefblaue Färbung annimmt. Zum Nachweis auch nur spurweise vorhandener, möglichst rein dargestellter Harnsäure benutzt man diese Reaction.

Die sauren harnsauren Salze sind in kaltem Wasser ausserordentlich schwer (1 : 1100), in heissem Wasser leichter löslich (1 : 125), daher sie, in warmem Wasser gelöst, beim Erkalten der Lösung grösstentheils ausfallen. Für die Entstehung von harnsauren Niederschlägen, sog. Sedimenten im erkaltenden, sauer reagirenden Harn ist diese Thatsache von Bedeutung (vgl. S. 235).

Die Harnsäure ist nach Medicus als Diureid der Trioxyakrylsäure aufzufassen, wofür auch ihre künstliche Synthese nach Horbaczewski aus Trichlormilchsäure und Harnstoff spricht.

Die Harnsäure ist ein steter Bestandtheil des Harns der Menschen und der meisten Carnivoren; im Harn der Herbivoren kommt sie nur so lange in erheblicher Menge vor, als diese Thiere Carnivoren sind, d. h. gesäugt werden; sonst nur in Spuren. Sie findet sich ferner reichlich im Harn der Vögel (Guano) und in den Excrementen der Schlangen; bei den Reptilien und Vögeln vertritt

Harnsäure die Stelle des Harnstoffs. Ein erwachsener Mensch entleert bei mittlerer Kost in 24 Stunden 0,5—0,9 Grm. Harnsäure.

An die Harnsäure $C_5H_4N_4O_3$ schliessen sich ihrer Zusammensetzung nach an: Xanthin $C_5H_4N_4O_2$
Hypoxanthin $C_5H_4N_4O$.

Schon daraus ergiebt sich die Möglichkeit, dass Hypoxanthin und Xanthin vielleicht die Vorstufen der Harnsäure bilden, in welch' letztere jene Körper durch Oxydation übergeführt werden können. Beide Körper finden sich im Harn so spärlich, dass erst aus 300 Liter Menschenharn sich 1 Grm. Xanthin darstellen lässt. Das Xanthin bildet ein weisses Pulver, das in kaltem Wasser wenig, in kochendem Wasser etwas mehr löslich ist. Das Hypoxanthin bildet farblose Krystallnadeln, welche in kaltem Wasser sehr schwer, in kochendem leichter, in Alkohol nicht löslich sind; durch concentrirte Salpetersäure wird es in Xanthin verwandelt. Beide finden sich auch im Muskel und in der Milz. Bei der Behandlung von Nuclein (S. 22) mit heissen Mineralsäuren spalten sich, neben Eiweiss und Phosphorsäure, Xanthinkörper (auch Adenin $C_5H_5N_5$ [S. 213] und Guanin $C_5H_5N_5O$ [S. 229]) ab; wahrscheinlich rühren auch die Xanthinkörper des Harns grossentheils von der Zersetzung des Nucleins im Körper her.

Einen constanten Bestandtheil des Harns bildet das Kreatinin. Ein grosser Theil desselben stammt von dem Kreatin des Muskelfleisches, ein anderer Theil aus dem zersetzten Eiweiss. An Kreatinin scheidet ein erwachsener Mensch pro Tag etwa 1 Grm. aus.

Das Kreatinin $C_4H_7N_3O$ unterscheidet sich von dem Kreatin $C_4H_9N_3O_2 + H_2O$, einem Hauptbestandtheil des Muskelsaftes, durch einen Mindergehalt von $2H_2O$. Kreatin geht beim Erhitzen mit Säuren, ja schon durch längeres Kochen seiner wässerigen Lösung in Kreatinin über. Das Kreatinin, farblose glänzende rhombische Säulen und Plättchen, leicht in Wasser und schwer in Alkohol löslich, giebt mit Säuren krystallisirende neutrale Salze.

Im Harn des Menschen findet sich ferner in geringer Menge (1/4 bis 1/2 Grm. pro Tag) eine andere N-haltige Säure, die Hippursäure $C_9H_9NO_3$; bei vegetabilischer Kost nimmt die Ausscheidung von Hippursäure erheblich zu. Bei der Bedeutung, die diesem Körper als wesentlichem und reichlichem Bestandtheil des Herbivorenharns zukommt, soll er erst beim Harn der Pflanzenfresser besprochen werden (S. 230).

Von organischen N-freien Bestandtheilen des Harns verdient noch die Oxalsäure $C_2H_2O_4$ Erwähnung, welche an Kalk gebunden als Calciumoxalat sich findet, und zwar in Lösung gehalten durch das saure phosphorsaure Kali des Harns. Sobald der Harn nur sehr schwach sauer oder neutral wird, fällt das Calciumoxalat in Form meist nur mikroskopisch erkennbarer, kleiner glänzender Quadratoctaëder, welche mit „Briefcouverts" Aehnlichkeit haben, aus (Fig. 29c, S. 234). Geschieht dies schon in den Nieren oder abführenden Harnwegen, so entstehen leicht Steinbildungen oder

Concremente, welche die sog. Maulbeersteine bilden. In 24 Stunden werden etwa 20 Mgrm. Oxalsäure mit dem Harn entleert.

Die aromatischen Substanzen des Harns: Phenol, Kresol, Indol, Producte der Eiweissfäulniss im Darm (S. 172), treten vom Darm aus in das Blut über und werden durch den Harn, nach Baumann's Fund, als mit Schwefelsäure gepaarte Verbindungen (sog. aromatische Aetherschwefelsäuren) ausgeschieden.

Phenylschwefelsaures Kalium $C_6H_5O.OK.SO_2$ (früher phenolbildende Substanz genannt) und indoxylschwefelsaures Kalium $C_8H_6NO.OK.SO_2$ (früher als Indican bezeichnet) krystallisiren beide in weissen Tafeln und Blättchen, sind in Wasser leicht löslich, ersteres in absolutem Alcohol fast unlöslich, letzteres schwer löslich. Durch Mineralsäuren, sowie durch Fäulniss werden sie unter Wasseraufnahme gespalten und geben saures schwefelsaures Kali $KHSO_4$ und Phenol C_6H_6O resp. Indoxyl $C_8H_6N.OH$, das unter Aufnahme von O in Indigo $C_{16}H_{10}N_2O_2$ übergeht. Bei vorwiegend animalischer Diät werden nach I. Munk bis zu 50 Mgrm. Phenol mit dem Harn in 24 Stunden ausgeschieden; an Indigo nach Jaffé 10—12 Mgrm. Tritt eine Stagnation des Darminhaltes ein, sodass die Contenta in grösserem Umfang der Fäulniss anheimfallen, so nimmt entsprechend der reichlicheren Bildung von Indol, Phenol, Kresol auch die Ausscheidung dieser Körper durch den Harn an Menge beträchtlich zu, ebenso wenn Indol oder Phenol in den Körper eingeführt wird.

Zum Nachweis des Phenol resp. Kresol destillirt man den Harn mit Schwefelsäure und fällt das Destillat mit Bromwasser bis zur bleibenden leichten Gelbfärbung (S. 173) aus.

Zum Nachweis des Indican versetzt man nach Jaffé-Obermayer eine Harnprobe mit dem gleichen Volumen rauchender Salzsäure; dadurch wird das Indoxyl abgespalten und dieses durch eine Spur einer oxydirenden Substanz, tropfenweisen Zusatz von strohgelber Eisenchloridlösung in Indigblau übergeführt. Meist nimmt die Reactionsmischung nur eine grünliche Färbung von wechselnder Stärke an; durch Schütteln mit Chloroform nimmt dieses das Indigblau auf.

Die Harnfarbstoffe sind bis auf das Urobilin, durch dessen Gegenwart das gelbliche oder gelbröthliche Aussehen des Harns bedingt ist, noch unbekannt.

Das Urobilin lässt sich auch durch Behandlung der Galle mit Salzsäure gewinnen und findet sich, ausser im Harn, noch im Koth (S. 178). Wo es reichlicher vorkommt, ist die Fluorescenz seiner ammoniakalischen Lösung für sich oder nach Zusatz eines Tropfens Chlorzinklösung für seine Gegenwart charakteristisch. Da es durch Einwirkung von Reductionsmitteln (Natriumamalgam) auf Bilirubin oder Hämatin entsteht, so ist nicht wohl zu bezweifeln, dass das vom Blutfarbstoff abstammende Bilirubin (S. 153) der in den Darm ergossenen Galle, soweit es nicht als solches wieder resorbirt wird, durch den infolge der Fäulnissprocesse im Darmkanal gebildeten freien Wasserstoff (S. 172, 173) zu Urobilin reducirt wird und dieses zum Theil mit dem Koth austritt, zum anderen Theil vom Darm in's Blut übertretend durch den Harn zur Ausscheidung gelangt.

Zuweilen sieht man an der Oberfläche des Harns, wenn er längere Zeit

steht, ein blaues schillerndes Häutchen. Dieses besteht aus Indigblau, das bei der Harngährung (S. 235) aus dem Indican abgespalten ist.

Endlich ist im Harn eine Spur Traubenzucker oder eines nach Art von Zucker reducirenden Stoffes (Glykuronsäure), sowie etwas Rhodankalium (S. 127). Auch Spuren von aus dem Darm resorbirtem Pepsin, diastatischem (zuckerbildenden) und Labferment finden sich zumeist im Harn.

Die anorganischen Salze des Harns betragen etwa ein Dritttheil der gesammten festen Stoffe. Da die Nieren einen Blutreinigungsapparat vorstellen, der das Blutplasma auf seinem Bestand an den nothwendigen Salzen zu erhalten und aller überschüssig eingeführten Salze zu entledigen bestimmt ist, wird je nach der Qualität und Quantität der mit der Nahrung eingeführten Aschebestandtheile auch die Zusammensetzung der anorganischen Salze des Harns variiren. Davon abgesehen finden sich, sowohl beim Hunger als bei Durchschnittskost, im Harn constant Chloralkalien, Alkali- und Erdphosphate, Alkalisulfate; ferner Ammonsalze und Spuren von Eisen.

Den hauptsächlichsten Mineralbestandtheil bildet, wie im Blutserum, das Chlornatrium, demnächst das Chlorkalium. Das Vorkommen des letzteren wird daraus erschlossen, dass man mehr Chlor im Harn findet, als durch das darin enthaltene Natrium gesättigt werden kann. Im Mittel werden vom erwachsenen Menschen 11—15 Grm. NaCl entleert. Die Nieren sind gewissermassen Regulatoren für den NaCl-Gehalt des Blutes; sie lassen diesen nicht über eine gewisse Grenze steigen und umgekehrt nicht leicht unter eine gewisse untere Grenze (0,5 pCt. NaCl) sinken, die für die Erhaltung des normalen Zustandes der Gewebe erforderlich ist. Wird Kochsalz sehr reichlich genossen, so werden auch reichlicher Chloride mit dem Harn ausgeschieden, umgekehrt nimmt beim Kochsalzhunger die Chlorentleerung durch den Harn schon am zweiten Tage ab und hält sich bis zum Tode auf einem sehr niedrigen Stand. Führt man nach NaCl-Hunger wieder Kochsalz zu, so wird so lange vom eingeführten NaCl im Körper zurückbehalten, bis das Blut und die Gewebe auf ihren normalen NaCl-Gehalt gelangt sind.

Der constante beträchtliche Gehalt des Harns an Phosphorsäure führte zur Entdeckung des Phosphors durch Brand (1669). Die Phosphorsäure, die pro Tag zu etwa 3 Grm. entleert wird, ist zum grössten Theil an Kalium, zum kleineren an Calcium und Magnesium gebunden, und zwar an Kalium in Form des Monokaliumphosphat oder sauren phosphorsauren Kali KH_2PO_4. Die Entstehung dieser Verbindung ist auf die oben (S. 224) erwähnte Eigenschaft der Harnsäure zurückzuführen, neutralen Phosphaten einen Theil ihrer Basis zu entziehen, sodass saure harnsaure Salze neben sauren phosphorsauren Alkalien entstehen. Der andere Theil der Phosphorsäure kommt als Calcium- und Magnesiumphosphat $CaHPO_4$, $MgHPO_4$ vor und wird im Harn durch das saure

phosphorsaure Kali in Lösung gehalten, fällt daher aus, sobald der Harn alkalisch wird. Im Allgemeinen betragen die Erdphosphate etwa $^1/_3$, die Alkaliphosphate $^2/_3$ der Gesammtmenge. Die Phosphate des Harns stammen von den Phosphaten der Nahrung sowie der Gewebe (auch vom Nuclein, S. 225), bei deren Zersetzung sie frei werdend in's Blut und damit in den Harn übertreten.

Die Sulfate des Harns entstammen dem Schwefel des zersetzten Eiweiss. Da die Endproducte des letzteren: Harnstoff, Harnsäure etc. schwefelfrei sind, so müssen bei dem Eiweissabbau die Schwefelatome vom Eiweissmolecül abgespalten werden. Dieser Schwefel unterliegt der Oxydation zu Schwefelsäure, die an Alkalien, und zwar beim Carnivoren und beim Menschen an Ammoniak, bei Herbivoren an Kali oder Kalk (z. Th. an aromatische Substanzen [S. 226]) gebunden mit dem Harn austritt, sodass das Blut immer nur Spuren von Sulfaten enthält. Im Einklange damit steht die Thatsache, dass die Ausscheidung des Schwefels durch den Harn mit der des Stickstoffs (Harnstoff) annähernd gleichen Schritt hält, beide stets in einem bestimmten Verhältniss stehen, etwa wie 1 : 16. Im Durchschnitt entleert ein erwachsener Mensch pro Tag rund 2 Grm. (concentrirte) Schwefelsäure.

An Basen finden sich im Harn Natrium und Kalium, ersteres von der Nahrung bezw. dem Blutserum, letzteres vom Zerfall der Blutkörperchen und von den Umsetzungen in den Geweben (Muskeln, Leber u. A.) und aus der Nahrung stammend. Bei vorwiegender Fleischnahrung werden in 24 Stunden 5 Grm. Natron und 3 Grm. Kali mit dem Harn ausgeschieden. Jeder Harn enthält, frisch entleert, bereits Ammonsalze, deren Menge nach Salkowski und I. Munk mit der Reaction des Harns auf- und abschwankt; im neutralen Harn finden sich weniger Ammonsalze als im sauren, am wenigsten im alkalischen Harn. Im Mittel werden $^3/_4$ Grm. Ammoniak pro Tag mit dem Harn entleert. Calcium und Magnesium enthält der Harn constant in Form von Phosphaten, sog. Erdphosphate, und zwar etwa 0,3—0,4 Grm. CaO und 0,4—0,5 Grm. MgO, an $CaHPO_4$ und $MgHPO_4$ zusammen im 24 stündigen Harn etwa 1 Grm. Ausser als Phosphat wird etwas Kalk noch in Form des Calciumoxalat mit dem Harn entleert (S. 225). Die tägliche Ausscheidung von Eisen beträgt höchstens 2 Mgrm.

Die saure Reaction des Menschenharns ist unter normalen Verhältnissen nicht durch eine freie Säure, sondern durch saure Salze, namentlich saures phosphorsaures Kali bedingt; die bei dem Eiweisszerfall entstehende Harnsäure theilt sich mit den Alkaliphosphaten in die Basis, es bildet sich so saures harnsaures Kali und saures phosphorsaures Kali (S. 223).

Ein Bild von der Zusammensetzung des 24 stündigen Menschenharns liefern Analysen von Bunge, die derselbe am Harn eines und desselben Mannes bei Fleischkost (gebratenes Rind-

fleisch, Kochsalz, Brunnenwasser) und bei vegetabilischer Kost (Weizenbrod, Kochsalz, Butter, Brunnenwasser) ausgeführt hat:

	Fleischkost	Brodkost
Volumen	1672 Ccm.	1920 Ccm.
Harnstoff	67,2 Grm.	20,6 Grm.
Harnsäure	1,4 „	0,25 „
Kreatinin	2,16 „	0,96 „
Kali	3,31 „	1,31 „
Natron	3,99 „	3,92 „
Kalk	0,33 „	0,34 „
Magnesia	0,29 „	0,14 „
Chlor	3,82 „	5,0 „
Schwefelsäure SO_3	4,67 „	1,27 „
Phosphorsäure P_2O_5 . . .	3,44 „	1,66 „

Der Harn des Affen, von I. Munk untersucht, ist bei gemischter Kost (Milch und Vegetabilien) klar, meist neutral, enthält frisch entleert nur Spuren von kohlensauren Alkalien und braust daher mit Säuren nicht auf. Er ist meist dünner als der Menschenharn (spec. Gewicht 1,007—1,015), enthält 1—2 pCt. Harnstoff, wenig Harnsäure und 0,3 pCt. Chlornatrium. Es findet sich ferner darin etwas Phenol und eine Spur Indican.

Der Harn des Schweines (spec. Gewicht 1,010—1,015) ist ebenfalls klar, je nach der Art der Fütterung bald sauer, bald neutral und enthält nicht selten doppeltkohlensaure Erden, daher er sich beim Kochen trübt, indem die doppeltkohlensauren Erden unter Entbindung von CO_2 in einfach kohlensaure übergehen und damit die Erdcarbonate und -Phosphate ihre Löslichkeit einbüssen. An Harnstoff ist der Harn reich, an Hippursäure arm, auch enthält er nach Salomon etwas Harnsäure, Xanthin und Guanin.

Guanin $C_5H_5N_5O$, zu den Xanthinkörpern (S. 225) gehörend, bildet ein weisses Pulver, unlöslich in Wasser, Alcohol, Aether, verbindet sich mit Säuren, Basen und Salzen, giebt beim Behandeln mit Salpetersäure ein Nitroproduct und Xanthin. Guanin findet sich auch im Pancreas und in der Lunge; pathologisch nach Virchow in Muskeln, Bändern und Gelenken bei der sog. Guaningicht der Schweine.

Bei rein vegetabilischer Kost nimmt der Harn der Omnivoren alle Eigenschaften des Harns von Herbivoren an; er wird trübe, alkalisch, enthält Carbonate und Hippursäure, während die Phosphate und die Harnsäure mehr und mehr abnehmen.

Der **Harn der Carnivoren** kommt dem des Menschen am nächsten. Er ist, frisch entleert, klar, gelb bis gelbbraun, von stark saurer Reaction, enthält viel Harnstoff, wenig Harnsäure und wenig Hippursäure.

Der Harn des Hundes ist in der Regel von gesättigt gelber bis brauner Farbe und viel concentrirter als der des Menschen (sein spec. Gewicht = 1,025—1,055), daher er schon bei mässigem Einengen auf dem Wasserbade zu einem krystallinischen Brei er-

starrt, in dem zolllange Krystalle von Harnstoff sich besonders bemerkbar machen. Er enthält meist 4—6 pCt., zuweilen 8 bis 10 pCt. an Harnstoff (durch Zusatz starker Salpetersäure kann daher häufig der Harnstoff als salpetersaurer Harnstoff direct ausgefällt werden [S. 222]). Bei Fleischfütterung findet sich darin nur wenig Harnsäure, die bei Brodfütterung ganz zu fehlen scheint, dagegen kommt im Hundeharn oft eine andere N-haltige eigenthümliche Säure vor, welche die Harnsäure gleichsam vertritt, die Kynurensäure. Phenolbildende Substanz enthält der Hundeharn bei ausschliesslicher Fleischkost höchstens in Spuren, regelmässig aber nach I. Munk der Katzenharn, ferner Indican und Kreatinin. Er ist reich an Sulfaten, weniger an Chloriden, werden doch auch mit dem Fleisch verhältnissmässig nur wenig Chloride eingeführt.

Die Kynurensäure $C_{10}H_7NO_3 + H_2O$, vierseitige durchsichtige Krystalle, in kaltem Wasser fast unlöslich, in heissem Wasser schwer, in heissem Alcohol ziemlich löslich. Bei 255° giebt die Säure ein basisches Zersetzungsproduct, das Kynurin C_9H_7NO. Beim Hunger fanden Voit und Riederer am wenigsten, bei reichlicher Fleischnahrung am meisten Kynurensäure. Bald tritt die Säure neben Harnsäure, bald an Stelle der letzteren auf.

Der Harn der Katzen, im Allgemeinen dem Hundeharn ähnlich, nur durch einen eigenthümlichen lauchartigen Geruch sich auszeichnend, enthält einen schwefelhaltigen Körper, der auf unterschweflige Säure resp. deren Salze zurückzuführen ist: auf Zusatz von starken Säuren zum Harn scheidet sich Schwefel (ohne Entwicklung von Schwefelwasserstoff) aus und beim Erwärmen giebt sich der Geruch nach schwefliger Säure zu erkennen, die sich auch im Destillat nachweisen lässt.

Der **Harn der Herbivoren** ist trüb, von schmutzig gelber bis gelbbrauner Farbe, in der Regel von alkalischer Reaction und einem eigenthümlichen unangenehmen Geruch. Er enthält Harnstoff und Hippursäure (Harnsäure nur in Spuren), meist beträchtliche Mengen von aromatischen Substanzen (Phenol, Kresol, Indoxyl an Schwefelsäure gebunden); viel Alkali- und Erdcarbonate, dagegen nur geringe Mengen von Phosphaten. Bei Grasfütterung geht Kieselsäure in den Harn über; bei der geringen Löslichkeit der SiO_2 kommt es daher nicht selten, besonders bei Schafen, zu Concrementbildungen von SiO_2.

Der Harn der Pferde ist, frisch gelassen, meist schon trüb, in der Regel von alkalischer Reaction und färbt sich beim Stehen an der Luft allmälig von der Oberfläche aus dunkel; er ist meist ziemlich concentrirt (spec. Gewicht 1,030—1,055 und darüber) eigenthümlich zäh und schleimig, sodass er beim Uebergiessen von einem Gefäss ins andere sich in langen Fäden zieht. Von seinen N-haltigen Bestandtheilen verdient nächst dem Harnstoff die Hippursäure besonders Interesse. Auf dem Wasserbade eingeengt, scheidet der Pferdeharn oft Krystalle von hippursaurem Kalk aus.

Die Hippursäure $C_9H_9NO_3$ (mit 7,8 pCt. N), grosse weisse vierseitige Prismen oder langgestreckte Nadeln, in heissem Wasser und Alcohol leicht, in kaltem Wasser (600 Th.) und Aether nur schwer, in Essigaether leicht löslich. Sie schmilzt bei 186°; bei stärkerem Erhitzen zersetzt sie sich unter Entwicklung eines Geruchs nach Blausäure und Bittermandelöl (Benzonitril) und giebt ein Sublimat von Benzoesäure. Mit starken Säuren (Salzsäure, verdünnter Schwefelsäure) oder Aetzalkalien gekocht spaltet sich die Hippursäure unter Aufnahme von Wasser in Benzoesäure und Glycocoll:

$$\underset{\text{Hippursäure}}{C_9H_9NO_3} + \underset{\text{Wasser}}{H_2O} = \underset{\text{Benzoesäure}}{C_7H_6O_2} + \underset{\text{Glycocoll}}{C_2H_5NO_2}$$

Dieselbe Spaltung erleidet die Hippursäure durch Fermente z. B. bei der alkalischen Gährung des Harns an der Luft (S. 235). Gährender Pferdeharn enthält daher keine oder nur wenig Hippursäure und statt derselben Benzoesäure. Die hippursauren Salze der Alkalien und Erden sind krystallisirbar und in Wasser wie in Weingeist löslich; aus ihren Lösungen wird durch stärkere Säuren die Hippursäure ausgefällt. Hippursaures Eisen, in Wasser unlöslich, geht in heissen Alcohol über.

Die Hippursäure in Form der Natrium- und Calciumsalze ist nur im Harn gefunden worden und zwar reichlich im Harn der Herbivoren, sehr sparsam in dem der Omni- und Carnivoren. Am reichlichsten findet sie sich im Pferdeharn, hier zuweilen zu 2 pCt. und darüber und zwar meist in Form des Kalksalzes. Die Bildung dieser Säure ist in erster Linie von der Art der Nahrung abhängig. Wenig oder nur Spuren von Hippursäure enthält der Harn der Carni- und Omnivoren bei Fleischkost, reichlicher bei ausschliesslicher Pflanzenkost. Allein selbst bei Herbivoren ist nicht jede Pflanzennahrung für die Bildung der Hippursäure gleichwerthig. Rauhfutter (Stroh, Gras und Heu) liefert reichlich Hippursäure, während bei Ernährung mit enthülsten Getreidesamen, Mohrrüben, Runkelrüben und geschälten Kartoffeln nur wenig Hippursäure entsteht. Bei reichlicher Fütterung mit Wiesenheu ist bei Pferden eine Hippursäureausscheidung bis zu 70 Grm. pro Tag beobachtet worden, während sie bei vorherrschender Haferfütterung und mässiger Heugabe nur 15—20 Grm. beträgt. Auf die Art ihrer Bildung im Körper hat zuerst die Entdeckung Wöhler's (1824) ein Licht geworfen, nach der Benzoesäure und deren Substitutionsproducte (Nitro-, Oxybenzoesäure), ferner Zimmtsäure, Chinasäure, in den Körper eingeführt, in Form von Hippursäure mit dem Harn austreten; es muss also die Benzoesäure sich im Organismus mit Glycocoll paaren und unter Abspaltung von Wasser Hippursäure bilden. In Gräsern und Futterkräutern scheint nun Chinasäure enthalten zu sein, die im Heu neuerdings direct nachgewiesen ist, in den Kaffeebohnen ist Chinasäure, in den Steinfrüchten (Preisselbeeren und Pflaumen) Benzoesäure gefunden worden, und wenn auch das Glycocoll frei als solches im Organismus nicht angetroffen wird, so findet es sich mit Cholalsäure gepaart in der Galle (S. 154). Man stellt sich nun vor, dass die mit der Galle in den

Darm ergossene Glycocholsäure den in letzterem stattfindenden Fäulnissprocessen (S. 176) anheimfällt, welche zunächst zur Spaltung der Säure in Cholalsäure und Glycocoll führen. Das Glycocoll, vom Darm aus resorbirt, vereinigt sich weiterhin mit Körpern der Benzolreihe und tritt als Hippursäure mit dem Harn heraus. Damit würde es stimmen, dass in der Galle der Carnivoren die Glycocholsäure und in ihrem Harn die Hippursäure fast ganz fehlt. Nun findet sich aber auch beim Hunger und bei reiner Fleischnahrung ein wenig Hippursäure im Harn; ihre Entstehung ist nach Salkowski folgende: bei der Fäulniss des Eiweiss im Darm tritt u. A. auch Phenylpropionsäure (S. 172) auf; diese wird resorbirt, im Körper zu Benzoesäure oxydirt und als Hippursäure ausgeschieden. Die Bildung der Hippursäure erfolgt bei Säugethieren fast ausschliesslich in der Niere (S. 242).

Im Pferdeharn sind die aromatischen Substanzen reichlich vertreten: Phenol, Kresol, Indoxyl, sämmtlich an Schwefelsäure gebunden, ferner Brenzcatechin, theils frei, theils als gepaarte Schwefelsäure darin vorkommend.

Brenzcatechin $C_6H_4(HO)_2$, das Dihydroxyl des Benzol, in Wasser, Alcohol und Aether leicht löslich, färbt sich in alkalischer Lösung unter lebhafter Absorption von Sauerstoff erst grün, dann braun, endlich schwarz und reducirt ammoniakalische Silberlösung schon in der Kälte fast augenblicklich zu metallischem Silber. Die wässerige Lösung giebt, mit 1 Tropfen Eisenchlorid versetzt, selbst bei starker Verdünnung eine intensiv grüne Färbung, die bei Zusatz von Ammoniak schön violett wird.

Auf die Gegenwart von Brenzcatechin ist nach Baumann die Dunkelfärbung zurückzuführen, welche der alkalische Pferdeharn beim Stehen an der Luft zeigt, indem das bei der Harngährung aus der Brenzcatechinschwefelsäure frei gewordene Brenzcatechin sich in dem alkalischen Harn unter Sauerstoffabsorption braun färbt. Auch das Auftreten des Brenzcatechin scheint mit der Pflanzennahrung im Zusammenhang zu stehen.

Bei Fütterung mit Hafer und Heu werden nach I. Munk und Tereg pro Tag etwa 3 Grm. Phenol (bez. Kresol), an Indigo nach Jaffé 0,3—0,5 Grm. mit dem Harn des Pferdes entleert.

Unter den anorganischen Salzen des Pferdeharns ist das Vorkommen vor Erdcarbonaten bemerkenswerth. Kohlensaurer Kalk ist häufig in ausserordentlich fein vertheiltem Zustande darin suspendirt; zu einem Theil ist hierauf auch die eigenthümliche schleimig zähe Beschaffenheit zurückzuführen, welche die meisten Pferdeharne darbieten, zum anderen Theil auf die gequollenen Epithelien der Harnwege und einen schleimartigen Stoff (Mucin [S. 127] resp. Nucleoalbumin [S. 13]). Abgesehen davon findet sich Kalk in Verbindung mit Hippursäure und nach Salkowski mit Schwefelsäure. Sulfate finden sich sowohl an Alkalien als an Kalk und an aromatische Körper (Phenol etc.) gebunden. Nach Salkowski enthält der Pferdeharn an Kalk 3—4mal so viel als

der Menschenharn, dagegen an Phosphorsäure (P_2O_5) nur 1/4 Grm. in der Tagesmenge.

Eine kurze Erörterung verdient noch der geringe Gehalt des Harns der Herbivoren an Phosphaten. Während bei den Carnivoren mehr als 90 pCt. der eingeführten Phosphorsäure im Harn wiedererscheint, enthält der Harn der Pflanzenfresser eine nur kleine Menge davon, z. B. der Pferdeharn nur 0,01 pCt., die Hauptmasse derselben findet sich im Koth wieder (S. 182). Wie aus Bertram's Versuchen an Ziegenböcken erhellt, ist es der grosse Kalküberschuss im Pflanzenfutter, der die Abwesenheit oder das nur spurweise Vorkommen von Phosphorsäure im Herbivorenharn bedingt. Fügt man phosphorsaures Kali zum Futter hinzu, so steigt die Phosphorsäureausscheidung durch den Harn, während der Kalk daraus fast vollständig verschwindet. Bei intensiver Körnerfütterung (Hafer, Roggen, Gerste) ist daher in Folge des Gehaltes an phosphorsaurem Kali im Futter der Harn nicht selten neutral bis sauer und zeigt dann eine Vermehrung der Phosphate.

Ruhende Stallpferde scheiden bei 10—15 Liter Tränkwasser 3 bis 4 Liter Harn aus, bei sehr reichlicher Aufnahme von Tränkwasser steigt die tägliche Harnmenge auf 5, selten 6 Liter.

Vom Pferdeharn weicht in manchen Beziehungen der Rinderharn ab. Auch bei mässiger Tränkung ist letzterer minder concentrirt als der Pferdeharn, sein specifisches Gewicht beträgt 1,020—1,030. Erhalten milchende Kühe neben genügendem (eiweissreichen) Futter zum Zweck der Erzielung eines grösseren Milchertrages sehr reichlich Trinkwasser, so wird ihre Harnmenge sehr gross (täglich 20—25 Liter) und dementsprechend der Harn minder concentrirt (specifisches Gewicht 1,007—1,015); zugleich wird er klar oder nur wenig trüb, hellgelb mit einem Stich in's Grünliche. Bei eiweissreicher Nahrung überwiegt im Rinderharn der Harnstoff, bei eiweissarmem Futter die Hippursäure. Letztere wird, wie beim Pferd, um so reichlicher ausgeschieden, je mehr Rauhfutter verzehrt wird, sparsamer bei Fütterung mit Kartoffeln und Rüben. An aromatischen Substanzen fand I. Munk den Kuhharn bei weitem nicht so reich als den Pferdeharn; günstigsten Falles wird nur 1/3 so viel Phenol ausgeschieden als beim Pferd.

Der Harn gefütterter Kälber stimmt in jeder Beziehung mit dem Rinderharn überein, nur dass er noch dünner ist; sein Wassergehalt kann bis 99 pCt. und darüber steigen. Sehr verschieden davon verhält sich der Harn noch gesäugter Kälber. Da diese von Milch, also von animalischer Nahrung leben, so hat ihr Harn alle Eigenschaften des Fleischfresserharns. Er ist klar, von saurer Reaction, enthält reichlich Phosphate; von organischen Substanzen: Harnstoff, Harnsäure, Kreatinin und endlich Allantoin, welch' letzteres zum Theil den Harnstoff und die Harnsäure vertritt.

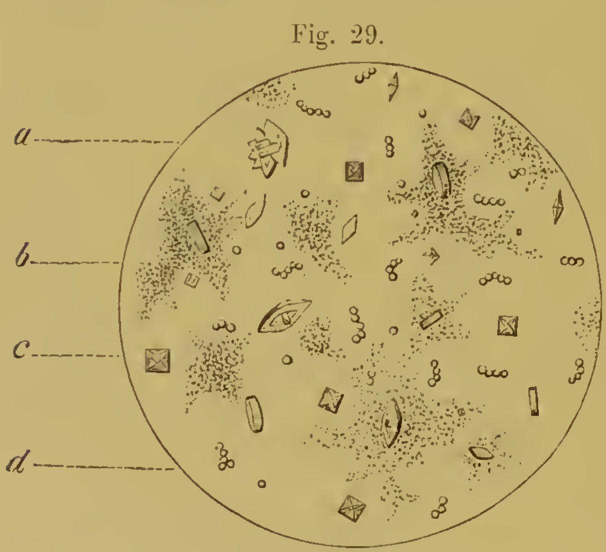
Allantoin $C_4H_6N_4O_3$, zuerst in der Allantoisflüssigkeit der Kühe nachgewiesen, krystallisirt in farblosen Prismen, ziemlich schwer löslich in kaltem Wasser, leichter in kochendem Wasser und in heissem Alcohol. Entsteht sehr reichlich bei der Oxydation von Harnsäure (z. B. durch Kaliumpermanganat). In geringer Menge findet es sich auch neben Harnsäure im Harn von Schwangeren und Neugeborenen, sowie häufig im Harn von Hunden und Katzen bei Fleischnahrung.

Dem Kuhharn kommt der Ziegenharn sehr nahe. Auch dieser ist bei Grasfütterung meist fast klar oder nur wenig trüb, hellgelb, von alkalischer Reaction und einem niedrigen specifischen Gewicht (1,006—1,015). Die tägliche Harnausscheidung einer Ziege beträgt $^1/_3$—$^9/_{10}$ Liter.

Der Harn des Kaninchens ist trüb, lehmfarben, von alkalischer Reaction und unangenehmem Geruch. Er ist meist sehr concentrirt und hat eine schleimige Beschaffenheit, die wohl auch grossentheils auf fein vertheiltes Calciumcarbonat zurückzuführen ist; nicht selten enthält er, frisch entleert, ungelöstes Kalk- und Magnesiumphosphat. Mit Säuren braust er auf und ist, angesäuert, leichter filtrirbar.

Harnsedimente. Ueberlässt man frisch entleerten Harn sich selbst, so kühlt er ab, und es entstehen sog. Harnsedimente, d. h. entweder setzen an und für sich darin ungelöste Stoffe, wie der kohlensaure (resp. phosphorsaure) Kalk im Herbivorenharn, sich nach kürzerer oder längerer Zeit ab, oder ursprünglich aufgelöste Stoffe büssen aus gleich zu erörternden Gründen ihre Löslichkeit ein und fallen aus. So können im sauren Harn ausfallen: Harnsäure und harnsaure Salze; in Harnen, deren Reaction sich der neutralen nähert: oxalsaurer Kalk; im alkalischen Harn: phosphorsaurer Kalk, phosphorsaure Magnesia, meist auch etwas phosphorsaure Ammoniak-Magnesia; im Herbivorenharn auch kohlensaurer Kalk; im zersetzten ammoniakalischen Harn (neben kohlensaurem und phosphorsaurem Kalk): reichlich phosphorsaure Ammoniak-Magnesia, manchmal harnsaures Ammoniak. Ferner finden sich nicht selten im Bodensatz des Harns Schleimkörperchen und Epithelien der Harnwege (S. 221).

Fig. 29.



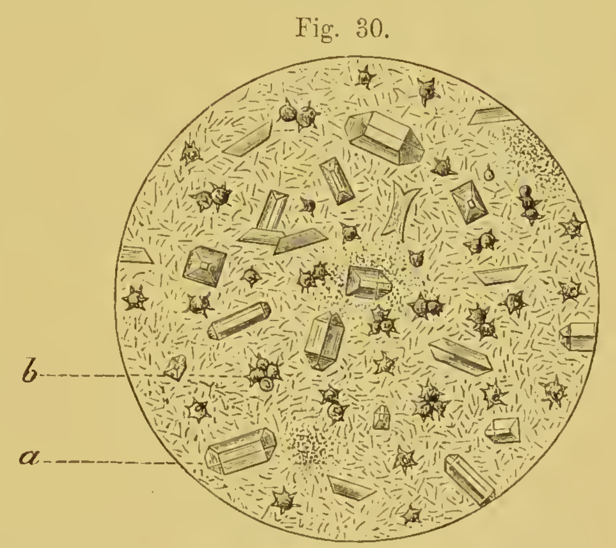
a Gruppe von Harnsäurekrystallen. b Amorphe harnsaure Salze. c Oxalsaurer Kalk. d Gährungspilze.

Stark saurer Harn von gesättigter Färbung scheidet nach längerem Stehen immer Harnsäurekrystalle aus; dieselben sind meist dunkelgelb bis gelbbräunlich oder röthlich gefärbt, bilden zuweilen kleine Tafeln von rhombischem Aussehen, erscheinen aber auch in „Wetzsteinform" und in „Fassform" (Fig. 29, a). Solche Sedimente bilden sich durch die zersetzende Einwirkung des sauren phosphorsauren Kali auf die harnsauren Alkalien; zunächst entsteht saures harnsaures Alkali und weiterhin Harnsäure neben secundärem Phosphat K_2HPO_4; je mehr saures Phosphat der Harn enthält oder je concentrirter er ist, desto eher erfolgt die Ausscheidung. Geschieht dies schon in den Harn-

wegen, so kommt es zur Bildung von Concrementen, die in der Regel sich in Form kleiner Körner darstellen, daher diese Harnsäureausfällungen mit dem Namen „Harngries“ belegt werden. Neben der Harnsäure und meist schon vor ihr sedimentirt harnsaures Natron und Kali; kühlt der mit fast 40° aus der Blase kommende Harn ab, so wird ein Theil der harnsauren Salze, die in warmem Wasser viel löslicher sind als in kaltem (S. 223), unlöslich und fällt aus. Je stärker die saure Reaction des Harns, desto schneller fallen die harnsauren Salze aus, weil ihre sauren Salze in Wasser schwerer löslich sind als die neutralen. Die Sedimente von harnsauren Salzen sind meist rosaroth bis ziegelroth (Sedimentum lateritium) gefärbt und erscheinen unter dem Mikroskop gewöhnlich in amorpher feinkörniger Form (b). Charakteristisch für sie ist auch ihre Löslichkeit, sobald man den (sauer reagirenden) Harn gelinde, auf 40—50° C. erwärmt. Neben diesen Sedimenten finden sich, vorwiegend in sehr schwach sauren und neutralen Harnen, meist nur mikroskopisch erkennbar, vereinzelte Quadratooctaëder oder „Briefcouvertformen“ des oxalsauren Kalks (c), der infolge der Umsetzung des sauren Phosphats in secundäres, alkalisch reagirendes Phosphat sein Lösungsmittel eingebüsst hat (S. 225).

Lässt man klaren sauren Harn mehrere Tage bei Zimmertemperatur stehen, so nimmt seine saure Reaction ab, der Harn wird neutral, dann unter Auftreten einer deutlichen, mehr und mehr zunehmenden Trübung alkalisch, bis er schliesslich deutlich nach Ammoniak riecht. Solch ammoniakalischer Harn lässt sich vom einfach alkalischen Harn dadurch unterscheiden, dass er schon ein darüber gehaltenes feuchtes rothes Reagenspapier bläut, während der nicht ammoniakalische Harn nur das mit ihm benetzte Papier bläut. Gleichzeitig mit diesem Umschlagen der Reaction lösen sich die im sauren Harn entstandenen Sedimente von Harnsäure und sauren harnsauren Salzen auf, und sobald der Harn alkalisch geworden, fallen neue Sedimente (Fig. 30) aus: phosphorsaurer Kalk und phosphorsaure Ammoniak-Magnesia (a), im concentrirten, stark ammoniakalischen Harn nicht selten harnsaures Ammoniak (b). Dies Umschlagen der Reaction des Harns beruht darauf, dass der Harnstoff in Folge eines eigenthümlichen Fermentes eine Umsetzung in kohlensaures Ammoniak erleidet (S. 222).

Fig. 30.



a Phosphorsaure Ammonmagnesia. b Harnsaures Ammoniak. Dazwischen Bacterien.

Man bezeichnet diesen Process als die alkalische Gährung des Harns.

Die Gährung steht in Abhängigkeit von Bacterien (Bacillus ureae), nur mikroskopisch sichtbaren, sich lebhaft bewegenden stäbchenförmigen Gebilden (Fig. 30 zwischen den Krystallen), welche sich ausnahmslos in jedem gährenden Harne massenhaft finden (neben kleinsten rundlichen, in Ketten an einander gereihten Kügelchen, dem Micrococcus ureae). Der normale Harn enthält keine Spaltpilze. Bindet man Hunden, deren Harnblase gefüllt ist, die Harnröhre am Blasenhalse fest zu, so kann man die verschlossene ausgeschnittene Harnblase wochenlang an der Luft hängen lassen, ohne dass der Harn in der Blase — selbst der alkalische Kaninchenharn — ammoniakalisch wird oder sich darin Spaltpilze entwickeln. Es geschieht dies aber ziemlich schnell, sobald die Luft freien Zutritt hat, folglich muss der Gährungserreger dem Harn durch die Luft zugetragen werden.

Bei der ammoniakalischen Gährung des Harns sedimentirt saures harnsaures Ammoniak meist in sog. „Stechapfel- oder Morgensternform", d. h. in gelblich gefärbten Kugeln, die mit stachelartig aufsitzenden kleinen Prismen besetzt sind (Fig. 30, b).

Sobald der Harn alkalisch wird, fällt phosphorsaure Ammoniakmagnesia (Tripelphosphat) $MgNH_4PO_4 + 6H_2O$ in der charakteristischen „Sargdeckelform" aus (Fig. 30, a), indem ein Theil des bei der Harnstoffzerlegung gebildeten Ammoniak sich mit der phosphorsauren Magnesia verbindet; gleichzeitig fällt phosphorsaurer Kalk meist in Körnchenform, selten in keilförmigen Krystallen nieder oder bildet eine schillernde, irisirende Haut an der Oberfläche.

In dem alkalischen Harn der Herbivoren setzt sich häufig schon nach kürzerem Stehen der fein suspendirte kohlensaure Kalk ab entweder in amorpher Form oder in kleinen weissen Kugeln oder Drusen, im Kaninchenharn nicht selten Kalk- und Magnesiumphosphat. Zersetzen sich diese Harne und werden sie ammoniakalisch, so fällt gleichfalls phosphorsaure Ammoniak-Magnesia aus (Kalkphosphat enthält der Herbivorenharn nur wenig [S. 233]).

Wasserausscheidung durch den Harn. Da der Harn die Ueberschüsse des Wassers aus dem Körper entfernt, so wird, je reichlicher die Wasserzufuhr, ceteris paribus um so grösser auch die Harnausscheidung sein. Mit dem stärkeren Wasserstrom, der infolge reichlicher Wasseraufnahme durch den Körper circulirt, werden mehr feste Stoffe aus den Geweben ausgespült und treten mit dem Harn in um 3—5 pCt. grösserer Menge heraus. Büsst umgekehrt der Körper durch reichliche Wasserabgabe von den Lungen und insbesondere von der Haut, durch starkes Schwitzen oder durch reichliche wässerige Darmentleerungen (profuse Diarrhöen) Wasser ein, sodass infolge dessen das Blut wasserärmer wird, so wird weniger Harn ausgeschieden, dafür ist derselbe aber stark gefärbt und sehr concentrirt „hochgestellt". Ebenso kann bei vollständiger Enthaltung von Speise und Trank infolge Wasserarmuth des Blutes die tägliche Harnmenge eines Menschen auf etwa $^1/_6$ der Norm, bis auf 250 Ccm. sinken. Ist dagegen wie bei feuchter

und kalter Luft die Verdunstung seitens der Hautoberfläche beeinträchtigt, so wird der Harn copiös, blass und von niedrigem spec. Gewicht.

Längeres Verweilen des Harns in der Harnblase hat, nach Treskin's Versuchen an Hunden, nicht eine Concentration, vielmehr eine Verringerung der festen Bestandtheile des stagnirenden Harns zur Folge. Da das dem Harn gegenüberstehende Blut und die Lymphe der Blasenwand weniger Chlornatrium und nicht mehr als Spuren von Harnstoff enthalten (S. 13, 192), so wird Harnstoff und in geringerem Maasse Chlornatrium aus dem Harn zum Blut und zur Lymphe und dafür aus letzteren Wasser zum Harn übertreten; ist aber der Harn wasserreicher als das Blut, so kann er an dieses sogar Wasser abgeben und somit concentrirter werden.

Uebergang in den Körper eingeführter heterogener Stoffe. Die in Wasser resp. in den Körpersäften löslichen und diffusiblen Stoffe werden, wenn sie nicht verändert werden, als solche oder nach vorgängiger Umwandlung im Organismus mit dem Harn ausgeschieden. Die löslichen Salze der Alkalien und Metalle treten als solche bald schneller, bald langsamer mit dem Harn aus. Dagegen werden organische Säuren an Basen gebunden, sog. neutrale pflanzensaure Alkalien, wie essigsaure, äpfelsaure, weinsaure etc. Alkalien im Körper oxydirt und als kohlensaure Salze ausgeschieden. Es kann daher durch Einführung pflanzensaurer Alkalien auch der Carnivoren- und Omnivorenharn alkalisch werden; hierauf beruht auch die Wirkung des Pflanzenfutters, den Harn alkalisch zu machen. Ebenso werden freie organische Säuren, wie Milch-, Citronen-, Aepfel- und Weinsäure grössten Theils oxydirt. Nach Einführung von Terpentin nimmt der Harn einen veilchenartigen, nach Genuss von Spargel einen eigenthümlichen widrigen Geruch (nach Methylmercaptan, $CH_3.HS$) an. Der Synthesen, die eingeführte aromatische Körper, wie Benzoesäure, Chinasäure u. a. durchmachen, indem sie mit Glycocoll gepaart in Form von Hippursäure austreten, ist bereits Erwähnung geschehen (S. 231). Endlich erscheinen eine Reihe von Farbstoffen (die Pigmente von Krapp, Rhabarber, Blauholz etc.) und Riechstoffen (Baldrian, Knoblauch, Safran u. A.) im Harn wieder.

Einzelne lösliche und leicht resorbirbare Stoffe werden, in den Körper eingeführt, ausserordentlich schnell wieder mit dem Harn ausgeschieden, ist ja auch die Umlaufszeit des Blutes (S. 59) eine sehr kurze. So ist Jodkalium und Schwefelcyankalium (Rhodankalium) schon 5—10 Minuten, Indigo und Krappfarbstoff schon 15 Minuten, der Farbstoff des Rhabarber bereits 20 Minuten nach der Einführung in den Magen im Harn nachweisbar; bei leerem Magen und grösseren Mengen der eingeführten Stoffe schon früher.

Zum Verständniss der Harnbereitung oder Mechanik der Harnbildung bedarf es der Kenntniss der harnbildenden Organe, der Nieren.

Bau der Niere. Die Niere ist ein Aggregat tubulöser Drüsen, deren Tubuli, die Harnkanälchen, aus einer structurlosen Membrana propria bestehen, der innen eine das Lumen mehr oder weniger ausfüllende Epithelschicht aufsitzt, nur dass die Tubuli, wie die zu ihnen gehenden Gefässe, gewisse bedeutsame Eigenthümlichkeiten zeigen. Bei der verhältnissmässig einfachen Niere des Kaninchens (Fig. 31) vertheilt sich die vom Hilus aus eindringende grosse Nierenarterie rasch durch die Marksubstanz und schickt an der Grenze von Rinde und Mark Bögen aus, die Arcus arteriosi a, und von diesen steigen Aeste senkrecht nach oben, Aa. interlobulares a i zwischen die Markstrahlen M der Rinde auf und geben in kurzen Abständen kleine Seitenzweige ab, an denen gleichsam an Stielen beerenförmige Gebilde, die schon mit blossem Auge als rothe Punkte sichtbaren Malpighi'schen Körperchen, die Glomeruli oder Gefässknäuel g, meist rückläufig sitzen. Aus dem zuführenden Aste, Vas afferens v a entwickeln sich 3—5 Aestchen zu netzförmig anastomosirenden Blutgefässschlingen, die dann wieder zu einem Gefäss zusammenfliessen, dem Vas efferens v e, dessen Lichtung kleiner als die des Vas afferens ist. Diese Glomeruli, welche den histologischen Charakter von Capillaren tragen, treten in innigste Beziehung zu den Harnkanälchen, wie schon Joh. Müller bei den niedersten Wirbelthieren, den Myxinoiden gefunden, aber erst Bowman (1842) als für alle mit Nieren ausgerüstete Thiere allgemein gültig dargethan hat. Es wird nämlich jeder Glomerulus ganz umschlossen von einer festen Kapsel, der Müller'schen oder Bowman'schen Kapsel; diese stellt die blindsackartige Enderweiterung eines Harnkanälchens dar, sodass jedes Harnkanälchen an seinem blinden Ende einen Glomerulus einschliesst; es giebt ebensoviel Glomeruli als Harnkanälchen. Das weitere Verhalten dieser Harnkanälchen ist folgendes: sie verlaufen zunächst als weite Kanäle in labyrinthischen Windungen, sog. gewundene Kanälchen, Tubuli contorti c durch die Rinde (daher dieser Theil der Rinde auch Nierenlabyrinth L heisst), setzen sich dann in ein gerades durch die Marksubstanz herabsteigendes, schnell an Durchmesser abnehmendes Stück fort (enger Schenkel der Henle'schen [1862] Schleife); um dann mehr oder weniger nahe der Nierenpapille p mit enger Schlinge h in den breiteren aufsteigenden Schenkel der Henle'schen Schleife umzubiegen, der den Harnkanal zur Rinde, aber in einen Markstrahl M zurückführt. Hier mündet er mittels eines bogig gewundenen weiten Schaltstückes v in ein Sammelröhrchen s ein. Durch den spitzwinkligen Zusammenfluss mehrerer solcher Röhrchen entsteht ein grosses mit weitem Lumen versehenes Sammelrohr. Die Sammelröhren laufen convergirend nach der Papillenspitze p als Ductus papillares, um hier, zu 25—80 an der Zahl für je eine Papille, in das Nierenbecken auszumünden. Die einzelnen Kanalabschnitte tragen ein verschiedenes Epithel: in den gewundenen Kanälchen ist das Epithel von dunklem körnigen Aussehen, membranlos und lässt keine scharfe Abgrenzung seiner einzelnen Zellen erkennen; die Protoplasmapulpa ist bei den Säugethieren fein radiär gestreift (Stäbchenepithel) und trägt auf der dem Lumen des Harnkanälchens zugewandten Oberfläche einen „Bürstenbesatz“. Die innere Oberfläche der Müller'schen Kapsel ist ebenso wie die Oberfläche des Glomerulus von sehr flachen polygonalen Zellen ausgekleidet. Die dünnen absteigenden Schleifenschenkel führen eine Lage heller flacher Zellen, die breiteren aufsteigenden Schenkel ein ähnlichel Epithel wie die gewundenen Rin-

Fig. 31.



Schema des Nierenbaues.

denkanälchen. Die Sammelröhren sind mit cubischen hellen, deutlich begrenzten Zellen ausgekleidet. Die Müller'sche Kapsel hat zwei nahe bei einander gelegene Oeffnungen: durch die eine tritt das Vas afferens v a in den Glomerulus ein, zur anderen tritt das engere Vas efferens v e wieder heraus. Das letztere löst sich in ein engmaschiges Capillarnetz auf, das die geraden Kanäle

der Markstrahlen und die gewundenen Rindenkanäle umspinnt. Von jedem an der Grenze zwischen Rinde und Mark gelegenen Arcus arteriosus a gehen ausser den beschriebenen, die Glomeruli bildenden aufsteigenden Aestchen a i, noch in das Mark gerade herabsteigende Aestchen, Arteriolae rectae, ab, welche zur Papille hinziehen; diese führen dem Mark arterielles Blut zu, das nicht erst vorher durch die Glomeruli geströmt ist. Die aus den die Harnkanälchen umspinnenden Capillaren entstehenden Venen sammeln sich zu Aesten v i, welche in der Rinde parallel den Arterien a i zur Grenzschicht herabsteigen, hier ebenfalls Bögen bilden v, in welche zugleich die von der Marksubstanz abführenden büschelförmigen Venulae rectae einmünden. Die letzteren laufen dicht neben den Arteriolae rectae und bilden mit letzteren zusammen die Vasa recta des Marks.

Die Niere aller höheren Säuger und des Menschen ist aus einer Anzahl von Abtheilungen zusammengesetzt, von denen jede den gleichen Bau besitzt, wie die einfache Niere des Kaninchens oder Meerschweinchens. Beim Fötus ist die Abgrenzung jedes dieser Abschnitte, Renculi, noch deutlich markirt; späterhin verwachsen die einzelnen Theile mit einander.

Gleich nachdem das arterielle Blut das linke Herz verlassen, strömt es aus der Bauchaorta in die, im Verhältniss zur Kleinheit des Organs, weiten Nierenarterien; es wird also in der Zeiteinheit eine mächtige Blutsäule unter dem hohen Aortendruck durch die Nieren hindurchgetrieben; andererseits kann in den ebenfalls weiten Nierenvenen der Blutdruck nur ganz minimal positiv sein, da die Nierenvenen unweit des Durchtrittes der unteren Hohlvene durch das Zwerchfell in den aspirirenden Brustraum (S. 111) einmünden. Folglich besteht eine sehr hohe und constante Druckdifferenz, d. h. ein grosses Gefälle, kraft dessen beträchtliche Widerstände für den Blutlauf überwunden, bezw. dem Blutstrom eine grosse Geschwindigkeit ertheilt werden kann. C. Ludwig (1843) hat zuerst die hydraulischen Bedingungen in den Nieren analysirt und die Ausscheidung einer Lösung von Blutwasser und Salzen als nothwendiges Resultat derselben abgeleitet. Da der Glomerulus durch Verästlung einer Arterie entsteht und die Summe der Durchmesser dieser Aeste grösser ist als der Durchmesser des Vas afferens, muss eine der Erweiterung des Strombettes entsprechende Verlangsamung der Blutströmung, umgekehrt aber bei dem Zusammenfluss der Gefässschlingen zum Vas efferens, welches enger als das Vas afferens ist, eine entsprechende Beschleunigung der Blutströmung stattfinden (S. 45). Infolge der engen Lichtung und der Windungen jedes einzelnen der den Glomerulus bildenden Gefässchen werden in ihm erhebliche Reibungswiderstände für die Blutströmung gesetzt, die einen Theil der Stromkraft aufheben; infolge der Hemmnisse aber, welche die Enge der einzigen Abflussöffnung, des Vas efferens, herbeiführt, eine Stauung des Blutes im Glomerulus und dadurch auch erhöhter Seitendruck bedingt. Unter diesem erhöhten Seitendruck des Blutes auf die dünne permeable Wand der Gefässschlingen werden reichlich Blutwasser und Salze, spärlich Eiweisskörper transsudirt, und es würde so in die

Müller'sche Kapsel eine dem Blutplasma nahe stehende, nur wenig Eiweiss enthaltende Flüssigkeit hineingepresst werden (S. 187). Verringert sich in Folge der Transsudation die Menge des Blutplasma, so wird es verständlich, dass das Vas efferens ein geringeres Caliber hat, als das Vas afferens. Dass das mechanische Moment des Blutdruckes die wesentliche Triebkraft für die Harnabscheidung ist, geht daraus hervor, dass die künstlich erzeugte Herabsetzung des Aortendruckes (durch starke Blutentziehungen oder Durchschneidung des Halsmarks) die Harnmenge im Allgemeinen abnehmen, Steigerung des Aortendruckes (z. B. durch Unterbindung mehrerer grösserer Arterien) sie zunehmen lässt. Ist der Blutdruck in der Nierenarterie, in welcher die Spannung etwa die in der Carotis herrschende erreicht, also beim Hunde 120—150 Mm. Hg beträgt, auf 40—30 Mm. Hg gesunken, so erfolgt nach Grützner meist keine Harnabscheidung mehr. Zu der Filtration sollte nach Ludwig noch ein zweiter Vorgang hinzutreten, nämlich der aus den Gefässknäueln in die Müller'sche Kapsel transsudirte, sehr wasserreiche Harn in den Harncanälchen mit dem infolge der Transsudation nunmehr concentrirten Blut, das die Harncanälchen umspült, sowie mit der in den intertubulären Lymphbahnen strömenden Lymphe in Diffusionsverkehr treten, an diese hauptsächlich Wasser abgeben und dadurch selbst allmälig concentrirter werden.

Allein gegen diese mechanische oder Drucktheorie lassen sich gewichtige Einwände erheben. Einmal reagirt der Harn bei den Carnivoren, beim Menschen und bei hungernden Herbivoren constant sauer, während die Reaction des Blutplasma ausnahmslos alkalisch ist, ferner finden sich die Salze und die wesentlichen Bestandtheile, wie Harnstoff, Harnsäure etc., welche im Plasma nur in Spuren vorkommen, im Harn in 2—50 mal stärkerer Concentration, weiter enthält der Harn Stoffe, welche im Blut gar nicht angetroffen werden, wie die Hippursäure und diese bei den Herbivoren in recht beträchtlicher Menge, endlich tritt auf Verengerung der Nierenvenen, obwohl dadurch der Druck in den Glomerulis beträchtlich erhöht wird, nicht nur keine Steigerung, vielmehr eine sofortige beträchtliche Abnahme der Harnabscheidung ein. Abgesehen davon, dass diese schwerwiegenden Einwände sich mit der mechanischen Druckhypothese nur in der allergezwungensten Weise vereinigen lassen, lässt diese die eigentlichen Drüsenzellen, die Epithelien der Harncanälchen ganz ausser Acht, betrachtet sie gewissermaassen nur als Ufersteine des Harnstromes, während doch bei allen übrigen Drüsen für die Bildung des Secretes wesentlich die active Thätigkeit der Drüsenzellen in Betracht kommt. Bowman, dem wir die allgemein gültige Feststellung der innigen Beziehungen zwischen den Blut- und Harncanälchen verdanken, hat zuerst dem Epithel der Nierentubuli, gleichwie anderen Drüsenzellen, eine bedeutsame Rolle bei der Harnbereitung zuerkannt: diese Epithelien sollten die Ausscheidung der specifischen Bestand-

theile (Harnstoff, Harnsäure u. A.) besorgen oder wenigstens regeln; das aus den Glomerulis ausgepresste Wasser und allenfalls die Salze sollten in den Harncanälchen aus deren Zellen jene Substanzen gleichsam ausschwemmen. Von den Drüsenzellen ist es uns anderweitig bekannt, dass sie gewisse Stoffe an sich ziehen, Salze zersetzen und daraus bald die Säuren bald die Basen entbinden. Bei einer directen Betheiligung der Nierenzellen an der Harnbereitung würde es auch verständlich sein, dass das quantitative Verhältniss der im Harn vorkommenden Stoffe durchaus verschieden ist von demjenigen, in welchem sich jene Stoffe im Blute befinden, und dass aus den Salzen des Blutes, gleichwie im Magen freie Säure, hier saure Salze abgeschieden werden. Zudem sind bereits eine Reihe von Thatsachen bekannt, welche die directe Beziehung der Drüsenzellen der Niere zur Harnbereitung darthun, obwohl nach Sauer eigentliche sekretorische Veränderungen der Drüsenzellen nicht nachweisbar sind; nur sind bei spärlicher Secretion die Zellen der gewundenen Canäle hervorgewölbt und werden bei flotter Sekretion abgeflacht. Heidenhain hat gezeigt, dass nach Injection von indigschwefelsaurem Natron in's Blut von Hunden zu einer Zeit, wo der Harn infolge des Uebertrittes dieses Salzes blau erscheint, der blaue Farbstoff weder auf der Oberfläche der Glomeruli noch in den Müller'schen Kapseln sich findet, vielmehr erst in den gewundenen Canälchen angetroffen wird, und zwar kann der Austritt des blauen Salzes durch die Epithelien der gewundenen Canäle (sowie der aufsteigenden Schenkel der Henle'schen Schleifen) direct aus der Färbung der Epithelien erkannt werden. Ebenso finden sich nach Injection harnsaurer Salze in's Blut körnige Niederschläge dieser Salze erst in den gewundenen Canälchen und deren Epithelien, während die Müller'schen Kapseln davon frei sind. Auch der Harnstoff wird, wie Nussbaum an der Froschniere bewiesen hat, nicht von den Gefässknäueln, sondern von den Epithelien der gewundenen Canäle abgeschieden. Die bedeutsamste Thatsache endlich, welche unzweideutig für die specifische chemische Thätigkeit der Nierenepithelien spricht, ist die Synthese der Hippursäure aus Benzoesäure und Glycocoll, welche, wie Bunge und Schmiedeberg gezeigt haben, bei Carnivoren nur in der Niere (bei Herbivoren ausser in der Niere nach W. Salomon auch noch anderswo im Körper) zu Stande kommt und zwar auch in der aus dem Körper entfernten und künstlich durchbluteten Niere, so lange die Nierenzellen noch functioniren; daher erfolgt die Vereinigung beider Stoffe, nur in geringerem Umfange, auch dann noch, wenn das lebenswarme Organ fein zerrieben und mit Benzoesäure und Glycocoll digerirt wird.

Dass andererseits das Harnwasser durch die Glomeruli und unabhängig davon die specifischen Harnbestandtheile durch die Epithelien ausgeschieden werden, ergiebt sich daraus, dass, auch wenn infolge rapiden Sinkens des Blutdruckes die Harnwasserausschei-

dung sistirt, nunmehrige Injection des blauen Farbstoffs schon nach wenigen Minuten Bläuung der Epithelien der gewundenen Canälchen bewirkt; es hat also, während die Wasserausscheidung in den Glomerulis stockte, Ausscheidung des blauen Salzes durch die Epithelien der Tubuli contorti stattgefunden. Indess steht der durch die Glomeruli abgeschiedene Harnwasserstrom nicht in directer Abhängigkeit vom Blutdruck, denn nach Einengung der Nierenvene haben I. Munk und Senator, ebenso Paneth die Harnwasserausscheidung, ungeachtet der dadurch bewirkten Drucksteigerung in den Glomerulis, auf einen geringen Werth sinken sehen. Danach muss man mit Heidenhain annehmen, dass es die Geschwindigkeit des Blutstromes in den Glomerulis ist, welche die Wasserausscheidung beherrscht. Diese Folgerung hat auch Munk an der frisch ausgeschnittenen und künstlich durchbluteten „überlebenden" Niere direct bestätigen können. Die Strömungsschnelle des Blutes hat nicht allein den Werth beschleunigter Zufuhr des Absonderungsmaterials, sondern auch ihre Bedeutung in der Sauerstoffversorgung, deren die secernirenden Zellen für ihre Arbeitsleistung bedürfen; Arterienverschluss hebt infolge Erstickung der Nierenzellen die secretorische Thätigkeit derselben definitiv auf; vorübergehender Verschluss schädigt die Secretion, die sich wieder erholen kann.

Aber dieses Moment allein genügt noch nicht. Damit selbst bei genügender Stromschnelle des Blutes überhaupt Secretion zu Stande kommt, dazu bedarf es nach Munk noch der Anwesenheit kleiner Mengen solcher Substanzen, welche durch den normalen Harn zur Ausscheidung gelangen, der sog. „harnfähigen" Stoffe, wie Harnstoff, harnsaure Salze, Chloride, Phosphate, Sulfate, welche die Nierenzellen zur Thätigkeit anspornen. Es sind also jene vom Stoffwechsel herrührenden Endproducte des Eiweisszerfalles und die überschüssigen Salze der Nahrung und der Gewebe, welche dem Blut zugeführt und mit diesem zu den Nieren strömend dort die Nierenzellen zur Thätigkeit anregen. Letztere wird auch durch einen grösseren Wassergehalt des Blutes gefördert, daher die Harnfluth nach reichlichem Wassergenuss, obwohl dadurch die Stromgeschwindigkeit des Blutes kaum verändert wird.

Danach ergiebt sich folgende Auffassung des Secretionsvorganges als die wahrscheinlichste: Wasser und ein Theil der Harnsalze (Kochsalz u. a.) werden der Hauptsache nach durch Filtration (Transsudation) aus den Gefässknäueln abgeschieden, dagegen die specifischen Harnbestandtheile (Harnstoff, Harnsäure, Hippursäure u. A.) nebst einem anderen Theil der Harnsalze (Kochsalz, Phosphate, Sulfate) durch active Thätigkeit der Epithelien, vornehmlich derjenigen in den gewundenen Harncanälchen; da diese Stoffe nur in gelöstem Zustand abgegeben werden können, muss auch ein Theil des Wassers durch die genannten Epithelien austreten. Zur Thätigkeit werden die Nierenzellen indess erst angeregt, wenn der Gehalt des Blutes an „harnfähigen Substanzen"

eine gewisse Höhe erreicht; und der Grad ihrer Thätigkeit wird einmal durch die Blutgeschwindigkeit in den Nierencapillaren und dann durch den Gehalt des Blutes an Wasser bestimmt, derart, dass mit dem Ansteigen dieser beider Factoren auch die Harnabscheidung zunimmt.

Ausser der Hippursäure (und vielleicht den Harnfarbstoffen) wird wohl keiner der specifischen Harnbestandtheile in den Nieren gebildet, vielmehr werden Harnstoff, Harnsäure u. A. den Nieren schon fertig mit dem Blut zugeführt und von diesen nur aus dem Körper eliminirt, wie unzweifelhaft daraus hervorgeht, dass nach Exstirpation der Nieren „Nephrectomie" sich jene Stoffe und die Harnsalze, insbesondere die Kalisalze im Blut anhäufen und dann zu schweren Störungen, ja sogar zum Tode führen können. Man nennt diesen Zustand der Ueberladung des Blutes mit Harnbestandtheilen: Uraemie.

Wie schon oben (S. 240) angedeutet, ist in den Nieren für eine möglichst reichliche Blutdurchströmung im weitesten Umfange gesorgt. Die Nierenarterie ist mindestens noch einmal so weit, als dies sonst, verglichen mit anderen Organen, der Fall ist. Jeder flotteren Sekretion geht voran und läuft parallel eine beträchtliche Erweiterung der arteriellen Gefässe. Während starker Bethätigung der Nierenabsonderung hat Cl. Bernard das Blut der Nierenvene hellroth werden, also die Geschwindigkeit der Blutströmung so erheblich ansteigen sehen, dass der Sauerstoffgehalt des Blutes während des Durchganges durch das Organ nur wenig vermindert erschien. Insbesondere sind es harntreibende Stoffe (sog. Diuretica), wie Harnstoff, Salpeter, Kochsalz, welche die Blutströmung so beschleunigen, dass das Nierenvenenblut noch fast arteriell erscheint. Nach Tigerstedt's Versuchen und Berechnungen geht durch die flott secernirende Nieren in der Minute höchst wahrscheinlich eine dem Nierengewicht gleiche Blutmenge d. h. rund 10mal so viel als durch andere thätige Organe (Muskel oder Drüse).

Fortbewegung und Austreibung des Harns. Der in die Müller'schen Kapseln und in die Anfänge der gewundenen Harncanälchen hineingepresste Harn wird durch die vis a tergo des ständig nachrückenden Secrets vorwärts bewegt, durchsetzt die Henle'schen Schleifen, gelangt in die Sammelröhren und an der Ausmündung dieser auf der Nierenpapille in das Nierenbecken und weiter in den Ureter. Gesetzt nun, es stände hier der Vorwärtsbewegung ein Hinderniss entgegen, so würde, worauf schon E. H. Weber hingewiesen, unter dem Druck des anstauenden Harns die frei in das Nierenbecken hineinragende Papille und damit die in ihr verlaufenden Sammelröhren comprimirt werden, sodass kein Tropfen Harn aus dem Nierenbecken in die Sammelröhren zurücktreten kann. Bei aufrechter Stellung, wie beim Menschen, fliesst der Harn durch die Schwere den Harnleiter herab. Die in den Ureter gelangenden Harntropfen wirken als Reiz, der seinerseits

eine peristaltische Contraction der in der mittleren Schicht des Harnleiters verlaufenden (inneren longitudinalen, äusseren circulären) glatten Muskelfasern auslöst. Am freigelegten Ureter sieht man (bei Hund, Katze und Kaninchen) die peristaltischen Wellen 6—12 mal in der Minute, mit einer mittleren Geschwindigkeit von 25 Mm. in der Secunde, vom Nierenbecken nach der Blase hinunterlaufen. Durch diese wellenförmig abwärtsschreitende Bewegung gelangt der Harn schnell aus dem Nierenbecken in die Blase. In dieser kann er sich, die Blasenwandung ausdehnend, so lange ansammeln, bis unter dem Druck des angestauten Harns der elastische Verschluss der Blase gegen die Harnröhre, der noch durch eine bei stärkerem Innendruck sich vor die Oeffnung legende Falte der vorderen Blasenwand wirksam unterstützt wird, und der nervösen Einflüssen unterworfene Schliessmuskel (Sphincter vesicae) nachgiebt. Der Rücktritt des Harns aus der Blase in die Ureteren ist durch die schiefe Einpflanzung der letzteren in die Blasenwand verhindert, sodass, gleichwie bei der Einmündung des Duct. choledochus und pancreaticus in den Dünndarm (S. 151), bei starkem Druck von innen her, von der Blase aus oder bei Contraction des Detrusor die Harnleitermündungen comprimirt und verschlossen werden. Nach Mosso stellt sich jedesmal das Bedürfniss zur Harnentleerung ein, sobald die Füllung der Blase einen Druck von 18—20 Ctm. Wasserhöhe erreicht; bei 35 Ctm. Flüssigkeitsdruck begann der Blasenschluss nachzulassen. Der Detrusor urinae, der in Längszügen vom Blasenscheitel gegen die Urethralöffnung hinunterläuft, verengt bei seiner Zusammenziehung die Blase, unter Umständen bis zum vollständigen Schwinden ihrer Lichtung, überwindet so den Verschluss und treibt den Harn in die Harnröhre, aus der er unter dem Druck des Detrusor im bogenförmigen Strahl ausgetrieben wird. Am Schluss jeder Harnentleerung werden die letzten Portionen stossweise aus der Harnröhre entleert und zwar durch rhythmische Contractionen der Mm. bulbocavernosi, welche die Wurzel der Harnröhre dabei comprimiren. Die Entleerung der Harnblase kann, abgesehen von ihrer eigenen Musculatur, noch durch die Bauchpresse (S. 103), also die gleichzeitige Zusammenziehung von Zwerchfell und Bauchmuskeln auf das kräftigste unterstützt werden. In wie weit und in welcher Weise hierbei nervöse Einflüsse eingreifen und wie überhaupt die Harnentleerung, sei sie beabsichtigt oder nicht, zu Stande kommt, wird uns noch bei den Verrichtungen des Rückenmarks beschäftigen.

Schweiss.

Auf die Oberfläche der Haut wird in ausserordentlich wechselnder Menge, bald nur ganz spärlich und kaum für das blosse Auge sichtbar, bald sehr reichlich ein tropfbar-flüssiges Secret ausgeschieden, das Product der Schweissdrüsen.

Schon Malpighi (1661) bekannt und dann wieder vergessen, sind die

Schweissdrüsen von Breschet und Purkinje beim Menschen und von Gurlt (1835) bei verschiedenen Haussäugethieren wiederentdeckt worden. In einfachster Form als kleine ovale Säckchen finden sie sich beim Rinde; beim Menschen, Pferd sowie in der nackten Pfotenhaut von Hund und Katze, in der Rüsselscheibe vom Schwein in langen, zu wirren Knäueln gewundenen Schläuchen. Die grösseren Knäueldrüsen besitzen meist einen Aussenbelag längsverlaufender glatter Muskelfasern. Der einfache, niemals verzweigte, knäuelförmig gewundene tubulöse Drüsenkörper liegt im subcutanen Fettgewebe der Haut; der die Cutis und das Malpighi'sche Schleimnetz durchsetzende Ausführungsgang der Drüse verläuft nach oben in korkzieherförmigen Windungen und diese haben die Bedeutung, dass bei der Spannung der leicht gefalteten Haut der Ausführungsgang gerade gerichtet wird, ohne dass sein Lumen durch den stärkeren Druck oder Zug verschlossen wird. Die vollsaftigen Zellen des Malpighi'schen Schleimnetzes setzen sich unmittelbar in die der Membrana propria aufsitzenden Secretionszellen der Schweissdrüsen fort; in die Hornschicht der Haut ist das Schweisskanälchen ohne Membrana propria eingegraben. Bei den sehr grossen Schweissdrüsen der Achselhöhle gehen die Ausführungsgänge mehrerer benachbarter Drüsen in einen gemeinsamen weiten Ausführungsgang über.

Beim Menschen kommt das Schwitzvermögen der ganzen Haut zu, als Prädilectionsstellen sind zu nennen: die Gesichtshaut, insbesondere die Stirn, die Vola und Planta des Fusses und die Achselhöhle; beim Affen ebenfalls Vola und Planta, in weit geringerem Grade der Nasenrücken. Es schwitzt ferner stark das Pferd und das Schaf, erheblich viel weniger das Rind, gar nicht Ziegen, Kaninchen, Ratten, Mäuse. Fast gar nicht, nur in den Sohlenballen schwitzen die Carnivoren, z. B. Hund und Katze; das günstigste Feld für die Beobachtung und das Studium der Schweissabsonderung bietet die unbehaarte Sohlenfläche der Katze. Schweine schwitzen zumeist an der Rüsselscheibe, an welcher schon Gurlt ausserordentlich entwickelte Schweissdrüsen gefunden hat.

Ueber die Verbreitung der Schweissdrüsen auf der Haut des Menschen hat Krause (1844) werthvolle Beobachtungen gesammelt; danach kommen auf 1 Qu.-Ctm. Haut (in runden Zahlen) an der

Stirn	140	Schweissdrüsen,
Wangen	60	"
Brust, Bauch, Vorderarm	225	"
Nacken, Rücken, Gesäss	50	"
Oberschenkel, Unterschenkel . . .	55—70	"
Hand { Vola	310	"
Hand { Rücken . . .	170	"
Fuss { Planta . . .	300	"
Fuss { Rücken . . .	100	"

Danach berechnet Krause für die gesammte Körperoberfläche von $1^2/_3$ Qu.-Mtr. rund $2^1/_3$ Millionen Schweissdrüsen. In der Achselhöhle stehen

die Schweissdrüsen dichter als sonst wo auf der Haut, nur sind sie hier wegen der Verbindung ihrer Ausführungsgänge mit einander schwerer zu zählen.

Der Schweiss ist eine klare farblose Flüssigkeit von eigenthümlichem, mehr oder weniger scharfen ranzigen Geruch und deutlich salzigem Geschmack. Von morphotischen Bestandtheilen enthält er nur Epithelien und Epidermisschuppen. Seine Reaction ist beim Menschen meist sauer, beim Pferde und bei der Katze hat Luchsinger sie meist alkalisch gefunden, und da auch bei anderen Säugethieren, zuweilen auch beim Menschen, wenn sie andauernd schwitzen, insbesondere die später entleerten Schweissportionen neutral bis alkalisch reagiren, muss es zunächst noch dahingestellt bleiben, ob nicht auch beim Menschen die saure Reaction auf eine faulige Gährung und Zersetzung des Schweisses zurückzuführen ist, welche durch ein, wahrscheinlich aus der Luft auf die Hautoberfläche gelangtes und dort haftendes Ferment eingeleitet wird. Die saure Reaction rührt von freien flüchtigen Fettsäuren her; es ist indess nicht auszuschliessen, ob die Fettsäuren nicht von der Zersetzung des dem Schweiss beigemengten Hauttalges (S. 248) herrühren.

Der Schweiss ist eins der wasserreichsten Drüsensecrete, er enthält nur $^1/_2$—$1^1/_2$ pCt. feste Stoffe, von denen $^1/_2$—$^2/_3$ aus anorganischen Salzen, zur Hälfte Chlornatrium, besteht. Daneben finden sich phosphorsaure Alkalien, Spuren phosphorsaurer Erden und Eisenoxyd. Unter den organischen Bestandtheilen sind nachgewiesen: Harnstoff, im Mittel zu 0,15 pCt., der infolge seiner durch Fäulnissferment leicht erfolgenden Umwandlung in Ammoniumcarbonat (S. 222) die Ursache der im Schweiss häufig gefundenen Ammonsalze abgibt, ferner flüchtige Fettsäuren: Ameisensäure, Essigsäure, wohl auch Buttersäure, Propionsäure, Capron- und Caprylsäure, endlich Spuren von Neutralfett. Von den flüchtigen Fettsäuren rührt der eigenthümlich stinkende Geruch der Schweisse, insbesondere der Fussschweisse her. Zuweilen sollen auch Spuren von Albumin im Schweiss vorkommen; besonders reichlich nach Leclerc im Schweiss der Pferde, so dass bei starkem Schwitzen 3—8, ja sogar 10 Grm. Eiweiss pro Tag durch den Schweiss abgeschieden werden können.

Die Absonderungsgrösse des Schweisses bei verschiedenen Menschen oder Thieren, ja bei demselben Individuum unter verschiedenen äusseren Verhältnissen unterliegt weiten Schwankungen, abhängig von der Beschaffenheit der Luft, ihrer Temperatur, ihrem Feuchtigkeitsgrad etc. Alle diejenigen Momente, welche den Blutreichthum der Haut vermehren, steigern ceteris paribus auch die Schweissabsonderung, und wenn mehr Wasser, als in der Zeiteinheit von der Haut abdunsten kann, von den Schweissdrüsen auf die Oberfläche der Haut ergossen wird, sammelt es sich in tropfbarflüssiger Form an. Solche Momente bilden körperliche Anstreng-

ungen und lebhafte Bewegungen, warme Bäder, reichliche Aufnahme heisser spirituöser und saurer Getränke, Reiben und Bürsten der Haut, warme Kleidung u. s. f. Ist die Luft mit Wasserdampf gesättigt, sodass der auf die Hautoberfläche ergossene Schweiss nicht abdunsten kann, so entsteht ein lästiges unbehagliches Gefühl, das Gefühl der „Schwüle"; bei warmer trockener Luft kommt es schwerer zu sichtbarer Schweissansammlung, weil die trockne Luft entsprechend ihrer hohen Temperatur viel Wassergas aufnehmen kann (S. 70) und daher die Abdunstung des Hautwassers schnell und ziemlich vollständig erfolgt. Psychische Affecte: Angst, Zorn, Freude erhöhen die Schweissbildung. Zwischen Nieren- und Hautabsonderung besteht ein eigenthümlicher Antagonismus (S. 236): der Schweiss ist reichlicher bei sparsamer Harnabsonderung; ist dagegen die Wasserausscheidung durch die Nieren vermehrt, so erfolgt eine sparsamere Schweissbildung. Bei unterdrückter Harnabsonderung, wie sie zuweilen bei Nierenkrankheiten und in der Cholera zu beobachten ist, werden die sonst durch die Nieren ausgeschiedenen festen Stoffe mehr oder weniger mit dem Schweiss aus dem Körper herausgeschafft, der dadurch so reich an festen Stoffen wird, dass beim Verdunsten des Schweisswassers auf der Hautoberfläche Harnstoff auskrystallisirt. Infolge aller der erwähnten Momente ist die Bestimmung der täglichen Secretionsgrösse um so weniger angängig, als Wasser, auch ohne Schweissbildung, auf dem Wege der Perspiration (S. 97) von der Haut abdunstet. Die Ausgabe an festen Stoffen durch den Schweiss fällt für gewöhnlich wenig in's Gewicht. Bei starker Muskelarbeit des Menschen kann nach Argutinsky mit dem Schweiss Harnstoff = $^1/_{70}$—$^1/_{21}$ des Harnstoffs im Harn austreten.

An der Nase und Oberlippe der Wiederkäuer, des Hundes und der Katze findet sich eine in vielen Beziehungen der Schweisssecretion verwandte Absonderung, deren Quelle ein massiges Lager traubiger Drüsen, die sog. Flotzmauldrüsen ist. Das Sekret ist wasserklar, nicht fadenziehend, bald schwach, bald stark alkalisch.

Die Beziehungen des Nervensystems zur Schweisssecretion wird die spec. Nervenphysiologie darlegen.

Hauttalg und Epidermoidalabschuppung. Ausser dem Schweiss wird auf die Oberfläche der Haut noch in geringer Menge ein anderes Secret ergossen, der Hauttalg (Sebum cutaneum), welcher von den Talgdrüsen, acinösen Drüsen mit deutlich lappiger Gestalt, abgesondert eine ölige halbflüssige Masse bildet, die, sei es schon in den Ausführungsgängen der Drüsen oder erst auf der Hautoberfläche, zu einem weissen schmierigen Talg erstarrt. Die Talgdrüsen sitzen, meist 2 an Zahl, dem Haarbalg seitlich an, sodass der Ausführungsgang der Drüsenacini in den Haarbalg mündet; nur selten, wie an der haarlosen Vorhaut und Eichel und an den kleinen Schamlippen münden die Talgdrüsen frei auf die Oberfläche aus. Die Mm. arrectores pili, die vom Haarbalg, die

Talgdrüse umfassend, in schräger Richtung nach dem oberen Theil des Corium, dicht an der Epidermisgrenze ziehen, können bei ihrer Contraction, ausser der Aufrichtung des Haars, den Talgdrüseninhalt auspressen. Man findet in der Peripherie jedes Drüsensäckchens sehr grosse polygonale Zellen mit runden Kernen und feinkörnigem Protoplasma, die in dem Maasse verfetten, als sie nach dem Lumen der Drüse vorrücken, um hier zu Grunde zu gehen. Von einer Absonderung ist, streng genommen, bei den Talgdrüsen nicht die Rede: Wucherung des Drüsenepithels und fortschreitende Verfettung der Zellen ist das Wesentliche des Vorgangs. Dem entsprechend findet man im Hauttalg fetthaltige Zellen, freies Fett vermengt mit Epidermisplättchen und, wenn er längere Zeit in der Drüse zurückgehalten und eingedickt ist, Cholesterinkrystalle (S. 156). Im Inhalt solcher, infolge von Verschluss des Ausführungsganges bei fortbestehender Secretion erweiterter Drüsenbälge (Comedonen, Mitesser) hat C. Schmidt nur 31 pCt. Wasser, 61 pCt. Epithelien und Albumin, 5 pCt. Neutralfett und Seifen und 1 pCt. anorganische Salze gefunden; die Fette bestehen fast ausschliesslich aus Palmitin und Olein. Im Praeputialsecret des Menschen und der Pferde soll bis zu 50 pCt. Fett vorkommen; doch ist es noch fraglich, in wie weit dieses Secret den Talgdrüsen entstammt; jedenfalls ist ihm stets ein beträchtlicher Theil von Epidermiszellen der Eichel und Vorhaut beigemengt.

Das Secret der in den Lidknorpel eingebetteten Meibom'schen Drüsen, deren Ausführungsgang auf den freien Augenlidrand ausmündet, ist in seiner chemischen Zusammensetzung wohl dem Hauttalg an die Seite zu stellen.

Verwandt mit dem Hauttalg ist das Ohrenschmalz (Cerumen). Dasselbe ist ein Gemenge des Secrets der knäuelförmig gewundenen tubulösen Ohrschmalzdrüsen (Gland. ceruminosae), sowie (in Nachbarschaft von feinen Haaren) von Hauttalgdrüsen des knorpligen Theils des äusseren Gehörgangs. Die microscopische Untersuchung der gelben eigenthümlich riechenden schmierigen Masse zeigt Talgdrüsenzellen, freies Fett und zuweilen Cholesterinkrystalle. Ferner enthält das Ohrenschmalz einen Eiweisskörper, von Fetten: Olein und Palmitin, einen gelben bitterschmeckenden Stoff und anorganische Salze.

Die Wolle der Schafe (Rohschur) enthält ein saures (fettsaures) Kalisalz in grösseren Mengen, ferner nach E. Schulze ein sog. Cholesterinfett, in dem die Fettsäuren, statt an Glycerin, an Cholesterin gebunden sind. Letzteres, mit Wasser mischbar und „Lanolin" genannt, findet sich nach Liebreich auch in allen hornstoffhaltigen Geweben (Haut, Haare, Feder, Huf, Horn, Stachel), nach Hürthle auch im Blutplasma.

Ueber die Ausscheidungsgrösse des Hauttalgs und der ihm verwandten Secrete lässt sich Bestimmtes nicht angeben, weil es nicht gelingt, den Hauttalg gesondert vom Schweiss aufzufangen. Der verschiedenartige Glanz der Haare und Oberhaut bei den verschiedenen Thieren und selbst bei verschiedenen Individuen derselben Thierklasse zeigt, dass die Secretionsgrösse dieser Drüsen,

die durch Wärme befördert wird, ausserordentlich variirt. Am stärksten scheint sie bei den Negern entwickelt zu sein, die eine weiche fettige Oberhaut haben; hier sind in der That die Talgdrüsen so mächtig entwickelt, dass sie den Haarknopf zwischen sich fassen und tief in den Panniculus hineinragen. Nur so viel lässt sich mit Sicherheit aussagen, dass dieser Ausgabeposten gegenüber den anderweitigen Ausscheidungen des thierischen Körpers kaum in Betracht kommt. So gering auch diese Secretionsgrösse sein mag, so ist doch der Hauttalg selbst für die Thiere von grosser physiologischer Bedeutung. Es werden durch den Hauttalg die Haare und die Hautoberfläche eingeölt, mit einer dünnen Fettschicht überzogen, dadurch geschmeidig gemacht und sowohl gegen die Einwirkung des Schweisses als wässriger Flüssigkeiten überhaupt geschützt, indem das Wasser in einen mit einer feinen Fettschicht überzogenen Körper nicht eindringen kann. Es ist für die Thiere von ungeheurer Wichtigkeit, dass infolge dessen ihr Pelz zwar benässt, aber nicht durchnässt wird. Das Regenwasser, das in den Pelz eindringt, läuft von den mit Talg überzogenen Haaren und der Haut herunter, und so bildet der Hauttalg ein wesentliches Schutzmittel gegen Durchnässung und die durch letztere bedingte Abkühlung der Hautoberfläche, die, wenn sie einen gewissen Grad übersteigt, für die Gesundheit der Thiere nachtheilig wird. In gleicher Weise hält die Befettung der unteren Lidränder mit dem Secret der Meibom'schen Drüsen die Thränen bis zu einem gewissen Grade zurück, wirkt stauend. Exner betont die wichtige Rolle, die z. B. das Kopfhaar vermöge seiner grossen Oberfläche als Schutz gegen die Bestrahlung durch die Sonne spielt.

Die Epidermoidalgebilde der Haut, die Oberhaut, Haare, Wolle, Federn, Nägel, Klauen, Hufe und Hörner werden an ihrer Oberfläche allmälig, mehr oder weniger schnell abgenutzt; an ihnen erleidet also der Organismus einen beständigen, seiner Grösse nach wechselnden Verlust. Alle diese Gebilde bestehen aus Hornstoff oder Keratin; die eiweisshaltigen Zellen der Cutis werden, je mehr sie nach der Oberfläche zu vorrücken, trübe undurchsichtig, sie verhornen und sind in diesem Zustand durch Essigsäure nicht mehr auflösbar. Die Zellen verlieren ihre Fülle und Rundung und werden zuletzt zu einem trocknen spröden Blättchen, das mit den Nachbarzellen zu einer Hornschicht verschmilzt, an welcher keine Neubildung, sondern nur noch mechanische Abnützung durch Abreiben, Abfallen oder Verwittern beobachtet wird.

Der Hornstoff, das Keratin, ein modificirter eiweissartiger Körper, ein sog. Albuminoid, enthält C, H, O, N, S (letzteren zu 2—5 pCt.) In kaltem Wasser, Alcohol und Aether unlöslich, in heissem Wasser etwas aufquellend, erweicht er in verdünnten Alkalien. Kaustische fixe Alkalien lösen ihn unter Entwicklung von Ammoniak auf; diese Lösung trübt sich auf Zusatz von Säuren im Ueberschuss, selbst schon Essigsäure, und dabei entbindet sich Schwefelwasserstoff. Dementsprechend quellen auch die oberflächlichsten ver-

trockneten Epidermiszellen in warmem Wasser oder in Wasserdampf auf, erweichen und können in diesem Zustande durch Reiben leicht entfernt werden (Wirkung warmer Bäder). Noch schneller erweichen sie in Alkalilösungen, weshalb man sich zum Waschen der Seifen (auch der Soda und Pottasche) bedient.

Horn, Nägel, Klauen, Wolle fallen aus oder werden auf künstlichem Wege entfernt, die Geweihe werden abgeworfen, Haare und Federn fallen, nachdem der Zusammenhang des Schaftes mit der Wurzel sich gelockert, meist im Ganzen aus. Auch die Grösse dieser epidermoidalen Abschuppung ist schwer festzustellen. Für einen Hund von 30 Kgrm. beträgt nach C. Voit der tägliche Verlust durch Haar- und Hautabschuppung 1—2 Grm. mit knapp 0,1 Grm. Stickstoff. Die Production von Hornsubstanz im Haupthaar beträgt nach Benecke etwa 40 Mgrm. pro Tag, an den Finger- und Fussnägeln nach Moleschott 5—9 Mgrm., und zwar im Sommer mehr als im Winter. Bei Ochsen fand sich ein täglicher Haarverlust, je nach der Jahreszeit von 2—20 Grm. schwankend. Bei Schafen gestaltet sich die Wollproduction derart, dass durch die Schur alljährlich 1—2 Kgrm. gewonnen werden, wovon, je nach dem Gehalt an Wollschweiss, nur $\frac{1}{4}$—$\frac{1}{2}$ auf wirkliches Haar trifft. Beim Pferde erhielt Valentin durch Striegeln pro Tag 5—6 Grm. einer pulverigen Masse, welche aus abgeschuppter Epidermis, einzelnen Haarbruchstücken und den Ueberresten des Hauttalgs bestand und vorzugsweise Kieselsäure und Kalk enthielt. In den Haaren und Federn sind von anorganischen Salzen vorherrschend Calcium- und Magnesiumphosphat, Kieselerde und Eisenoxyd enthalten, sodass mit den Haaren der Organismus auch an diesen Salzen einen kleinen Verlust erleidet.

Schleim. Die Oberfläche jeder Schleimhaut ist mit einer wechselnden Menge eines zähen fadenziehenden Secretes, des sog. Schleims, bedeckt. Schleim wird von allen Schleimhäuten secernirt und zwar sowohl von den eigentlichen Schleimhäuten, d. h. denjenigen, welche mit Schleimdrüsen besetzt sind (Nasen-, Kehlkopf-, Luftröhren- und Bronchialschleimhaut, die Schleimhaut des ganzen Darmtractus und des Tractus urogenitalis) als von den drüsenlosen Schleimhäuten (Kiefer-, Stirnbein-, Trommel- und Keilbeinhöhlen), als endlich von den serösen Säcken der Gelenkhöhlen. Der Schleim ist geruch- und geschmacklos, von alkalischer Reaction; er zeigt ein wechselndes Aussehen: bald ist er glasartig und durchsichtig, bald kaum durchscheinend, bald undurchsichtig oder trüb, und zwar hängt dies von der Menge der geformten Elemente ab, welche dem Schleim beigemengt sind derart, dass je reichlicher morphotische Elemente darin suspendirt sind, der Schleim um so mehr graugelblich und trüb wird. Von solchen Formelementen finden sich darin: Epithel- und Drüsenzellen der Schleimhäute, ferner Schleimkörperchen, den weissen Blutzellen ähnliche granulirte Zellen mit 3—5, auf Essigsäurezusatz deutlich hervortretenden Kernen, endlich freie Zellkerne und dem Schleim des Tractus respiratorius eigenthümlich: mit schwarzem Pigment (S. 83) erfüllte Zellen. Die chemischen Bestandtheile sind: Wasser, Mucin, eine Spur Fett und

Extractivstoffe, ferner etwas Albumin, dieses nicht constant; von anorganischen Salzen überwiegend Kochsalz, dann phosphorsaure Alkalien und Erden und eine Spur von Eisenoxyd. Wasser ist im Schleim zu 88—95 pCt. enthalten, Mucin zu 2—8 pCt. Von dem chemischen Verhalten des Mucin, welches vermöge seiner Eigenschaft, in Wasser stark aufzuquellen, dem Schleim seine eigenthümliche Consistenz verleiht, haben wir schon oben (S. 127) gehandelt. In erster Linie wird das Mucin von den Epithel- und Drüsenzellen der Schleimhäute (oberflächliches Magenepithel, becherähnliche Zellen in den Lieberkühn'schen Drüsen, besonders des Dick- und Mastdarms, Drüsenepithel des Gebärmutterhalses) gebildet, indem das Eiweiss ihres Protoplasma eine schleimige Umwandlung eingeht, wie sich dies nach Heidenhain's Fund besonders schön an den Zellen der Schleimdrüsen, der Submaxillar- und Orbitaldrüsen des Hundes verfolgen lässt (S. 130). Die physiologische Bedeutung des Schleims besteht wohl hauptsächlich darin, einen mechanisch und chemisch schützenden Ueberzug für die Schleimhäute und Gelenkhöhlen abzugeben. Im Uebrigen scheint er ein Auswurfsproduct, ein Excret zu sein. Von dem mit den Verdauungssäften (Speichel, Galle, Darmsaft) in den Darm ergossenen Schleim verlässt ein nicht unbeträchtlicher Theil den Körper mit dem Koth (S. 178). Ebenso ist der Schleim des Respirationstractus (incl. Nase) wohl ausschliesslich ein Auswurfsproduct. Im Ganzen sind die Mengen des in der Norm aus dem Körper ausgestossenen Schleims nicht sehr erheblich.

Thränenflüssigkeit. Alle Säugethiere, mit Ausnahme der Cetaceen, besitzen in jeder Augenhöhle eine oder zwei Thränendrüsen, welche tief im periorbitalen Fettgewebe gelegen mittels ihrer die Conjunctiva durchbohrenden Ausführungsgänge ihr Secret, die Thränenflüssigkeit über die vordere Fläche des Augapfels ergiessen. Die Bedeutung dieser Flüssigkeit als Schutzmittel zur Verhütung des Eintrocknens und Trübewerdens der Hornhaut, sowie die Bedingungen für die Secretion sollen später besprochen werden. Die Acini der zu den Eiweissdrüsen gehörigen Thränendrüsen schliessen sich, ihrem feineren Bau nach, dem der Parotis an, und wie an dieser (S. 130), so zeigen an jenen nach dem Fund von Reichel die Zellen nach anhaltender Thätigkeit morphologische Veränderungen. Während die Drüsenzellen im Ruhezustand nur mässig getrübt erscheinen, glatte oder unregelmässig zackige Kerne zeigen, sind sie nach längerer Absonderung im Ganzen verkleinert, sehr stark getrübt, ihre Kerne rund. Die Thränenflüssigkeit ist dünnflüssig klar und farblos, von alkalischer Reaction, schwach salzigem Geschmack und enthält 98—99 pCt. Wasser, also nur 1—2 pCt. feste Bestandtheile. Von organischen Stoffen findet sich etwas Albumin und Schleim, Spuren von Fett; unter den anorganischen Salzen Kochsalz, das die Hauptmenge bildet, und wenig Alkali- und Erdphosphat. Von morphotischen Elementen enthält die Thränenflüssigkeit spärliche Schleimkörperchen und losgestossene Epithelzellen der Augenbindehaut. Die Thränen scheinen in winziger Menge beständig abgesondert zu werden, nach Magaard und Gad alle 20 Minuten 1 Tropfen; für gewöhnlich ist die Bildung der Thränen so gering, dass sie, nachdem sie sich über die Vorderfläche des Bulbus verbreitet haben, von den Thränenkanälchen aufgesogen nach der Nasenhöhle abfliessen. Wird die Secretion, insbesondere beim Menschen unter dem Einfluss des Nervensystems, wie wir sehen werden, so z. B. durch psychische

Affecte, Schmerz, Freude etc. reichlicher, so genügen die engen Abzugskanälchen zur Entfernung des Secrets nicht, vielmehr fliesst es in Tropfen als „Thränen" über die Augenlider auf die Wangen über. Bei den übrigen Säugethieren wird wohl kaum je eine so starke Absonderung beobachtet, dass das Secret in Form von Thränen über das Gesicht hervorstürzt. Bei der geringen Grösse dieses Ausscheidungsproductes und seinem spärlichen Gehalt an festen Stoffen ist der Verlust, den der Körper durch die Ausstossung der Thränen erleidet, als unerheblich zu erachten.

Es erübrigen endlich noch zwei wichtige Drüsenflüssigkeiten, der Samen und die Milch; beide sind nur in Bezug auf die Erhaltung der Gattung resp. die Ernährung anderer Individuen Secrete, aber als solche von hervorragender Bedeutung. Von dem Secret der männlichen Geschlechtsdrüsen, der Samenflüssigkeit oder Sperma und der Eiabsonderung der weiblichen Thiere wird der letzte Theil handeln. Die durch diese Secrete bedingten stofflichen Verluste für den Körper können unter Umständen sehr erheblich sein.

Milch.

Einen weder stetigen noch in bestimmten Zeiträumen wiederkehrenden, sondern nur eine Zeit lang hindurch bestehenden Posten im Haushalt der weiblichen Säugethiere bildet die Milchsecretion. Schon gegen Ende jeder Schwangerschaft oder Trächtigkeit und eine geraume Zeit danach, 10—12 Monate und darüber, scheidet das Mutterthier aus den an der vorderen Leibeswand gelegenen, in wechselnder Zahl zu 2—12 (bei Mensch, Affe, Elephant, Faulthier 2, bei Wiederkäuern und Dickhäutern 2—4, bei Carnivoren und Nagern bis 10, bei der Sau zu 8—22, meist zu 12) vorkommenden und in die Brustwarze (Zitze) ausmündenden Drüsencomplexen, den Milchdrüsen oder den Eutern, jenes Secret aus, das in erster Linie zur Ernährung des kindlichen Organismus bestimmt ist; hiervon ist auch der Name der ganzen Thierklasse als Säugethiere entlehnt.

Die Milch ist von weisser bis gelblichweisser Farbe, vollkommen undurchsichtig, geruchlos und von einem eigenthümlich süssen Geschmack. Ihr specifisches Gewicht schwankt zwischen 1,026 und 1,034. Frisch entleert zeigt die Frauen-, Kuh- und Ziegenmilch in der Regel eine schwach alkalische oder amphotere (röthet blaues Lacmuspapier, bläut rothes), die der Fleischfresser, wie es scheint, meistens eine schwach saure Reaction. Lässt man die Milch einige Zeit stehen, so steigt sehr bald eine gelbliche Schicht, der Rahm, an die Oberfläche. Beim längeren Stehen an der Luft wird die Milch zuerst neutral, dann allmälig schwach sauer; dabei behält sie aber ihre flüssige Beschaffenheit. Je länger nun die Milch an der Luft und insbesondere bei höherer Temperatur steht, desto mehr nimmt die saure Reaction zu, und bei einem gewissen Grade der Acidität wird die Milch zuerst dickflüssig, weiterhin gerinnt sie

zu einer Gallerte. Diese zieht sich allmälig zusammen und presst, ähnlich wie bei der Blutgerinnung (S. 7), die in ihr eingeschlossene Milchflüssigkeit, das Milchserum, eine nur wenig trübe Flüssigkeit aus sich heraus.

Zunächst enthält die Milch Wasser und zwar bei den verschiedenen Thieren zwischen 82—90 pCt. schwankend; es sind also darin 10—18 pCt. feste Stoffe. Unter letzteren finden wir organische und anorganische und zwar unter den organischen die Vertreter der drei hauptsächlichen Nährstoffe: Eiweiss, Fett und Kohlehydrate.

Unter den Eiweisskörpern, die zu 1—5 pCt. in der Milch enthalten sind, findet sich vorwiegend das P-haltige Casein, ein Nucleoalbumin (S. 13), das sauer reagirend und aus Carbonaten CO_2 austreibend nur durch die alkalischen Salze der Milch in Lösung gehalten wird; durch Erhitzen gerinnt es nicht, fällt aber auf vorsichtigen Zusatz von sehr verdünnter Säure (1 proc. Essig-, 0,1 proc. Salzsäure) flockig aus, vollständig erst in der auf das 5—20fache verdünnten Kuhmilch. Aus der Menschenmilch wird das Casein so nur theilweise niedergeschlagen, vollständig erst durch Sättigen mit Bittersalz (Magnesiumsulfat). In geringer Menge kann man ein in der Hitze gerinnbares Albumin (nach Sebelien auch etwas Globulin), nachweisen. Filtrirt man Milch unter erhöhtem Druck durch Thoncylinder oder frische thierische Häute, so wird das Casein zurückgehalten, während das Albumin hindurchgeht, das im Filtrat durch Erhitzen niedergeschlagen werden kann.

Das Fett ist in der Milch in emulgirter Form (S. 163) enthalten und zwar in Form der sog. Milchkügelchen. Unter dem Mikroskop sieht man dicht gedrängt feine und feinste Fettkügelchen, in der Kuhmilch von 0,002—0,01 Mm., in der menschlichen Milch von 0,002—0,005 Mm. Durchmesser. Aber selbst die feinsten Fetttröpfchen der Milch sind viel grösser als die staubförmig feinen Fetttheilchen des Chylus (S. 206).

Die Emulgirung des Fettes bedingt hauptsächlich das Casein: durch Thonzellen filtrirte caseinfreie Milch vermag kaum noch Butter oder Oel zu emulgiren. Wie jede kleine Fettkugel bei der künstlichen, mit Gummi hergestellten Emulsion von einer sehr dünnen Schicht der Gummilösung umgeben ist, welche an der Oberfläche des Fetttropfens durch Molecularattraction, sog. Oberflächenspannung haftet, so bewirkt in der Milch das Casein die Emulgirung durch Bildung einer (nicht geronnenen) Oberflächenschicht um die Fetttropfen. Alle chemischen und mechanischen Einwirkungen auf die Milch, welche Confluenz der Fetttropfen (Vorgang bei der Butterbereitung) oder leichtere Löslichkeit derselben in Aether (Zusatz von Alkalien) bedingen, bewirken dies durch Zerstörung jener Hülle von Caseinlösung. In den ersten Tagen der Milchsecretion, unmittelbar nach der Geburt oder dem Wurf finden sich reichlich in der Milch grosse runde maulbeerförmige Körperchen, die Colostrumkörperchen, aus einer Anzahl kleinerer oder grösserer Fetttröpfchen bestehend, die durch ein hyalines, in Essigsäure oder Alkalien quellendes Binde-

mittel zusammengehalten werden; sie sind meistens noch kernhaltig und amöboider Bewegung fähig; die Körperchen verschwinden beim Menschen ungefähr 5 Tage nach der Geburt. Unterbleibt das Säugegeschäft, so lassen sie sich nachweisen, so lange die Drüse überhaupt secernirt.

Die Milchkügelchen sind in der Milch nur suspendirt; lässt man daher die Milch ruhig stehen, so steigen, wie in jeder künstlich hergestellten Emulsion, vermöge der geringeren Dichte des Fettes die Milchkügelchen an die Oberfläche und bilden hier, je nach dem Fettgehalt der Milch, eine mehr oder weniger dicke gelblichweisse Rahmschicht. Entfernt man daher die Rahmschicht, so hat die zurückbleibende Milch einen erheblich geringeren Fettgehalt als die frisch entleerte. Diesen suspendirten Fetttröpfchen verdankt die Milch ihre Undurchsichtigkeit und vermöge der allseitigen Reflexion des Lichtes an den Oberflächen der Milchkügelchen ihre weisse Farbe. Verdünnt man Milch mit Wasser, so geht das gesättigte Weiss mehr und mehr in ein bläuliches Weiss über und schliesslich wird die Milch durchsichtig, bei guter Kuhmilch etwa beim Verdünnen mit der 70fachen Wassermenge. Entrahmte fettarme Milch hat daher eine bläulich weisse Farbe. Da die Fette leichter sind als Wasser (das spec. Gewicht des Butterfetts ist 0,94), so folgt daraus, dass die abgerahmte Milch ein höheres spec. Gewicht haben wird als die frische. Das spec. Gewicht der Milch erlaubt also keinen Schluss auf ihren Fettgehalt.

Die Fette der Milch sind wie alle thierischen Fette ein Gemenge von Olein, Palmitin, Stearin (S. 115), ferner von Capronin, Butyrin und Myristin, den Triglyceriden der Capronsäure $C_6H_{12}O_2$, der Buttersäure $C_4H_8O_2$ und der Myristinsäure $C_{14}H_{28}O_2$; der Schmelzpunkt dieses Fettgemenges liegt zwischen 30 und 33° C. Die Frauenmilch enthält nach Lebedeff doppelt so viel Olein, als Palmitin und Stearin, während in der Kuhmilch sich beide zu fast gleichen Theilen finden, und zwar Olein zu $^2/_5$, Palmitin zu $^1/_3$ und Stearin zu $^1/_6$, endlich Butyrin, Capronin und Myristin zusammen nur etwa zu $^1/_{14}$ des Fettgemenges. Bei den verschiedenen Thieren schwankt der Fettgehalt der Milch zwischen $2^1/_2$ und 6 pCt.

Wird der Rahm, der fast nur aus dichtgedrängten Milchkügelchen besteht, kräftig mechanisch bearbeitet, geschlagen, so werden die um jedes Milchkügelchen befindlichen Caseinhüllen zerrissen und nun fliessen die Fetttröpfchen zusammen und bilden eine gelbliche festweiche Masse, die Butter. Man bezeichnet deshalb wohl auch kurzweg die Milchfette als Butter. Die Milch, welche nach der Ausscheidung des Rahms verbleibt und die man als Buttermilch bezeichnet, enthält 9—10 pCt. feste Stoffe, darunter das gesammte Casein, den Milchzucker und die Milchasche, von den Milchfetten etwa noch 1 pCt. und etwas Milchsäure. Um die Milchfette möglichst vollständig zu gewinnen, wird die Milch nach Lefeld centrifugirt; die nach Entfernung des Fettes hinterbleibende Milch, die sog. süsse Magermilch, enthält alle Bestandtheile der Milch unverändert, abzüglich der Butterfette, von denen nur

½ pCt. darin geblieben ist. Auch die Milchfette sind, wie die meisten Fette, von Cholesterin und Lecithin begleitet.

Von Kohlehydraten (S. 116) findet sich in der Milch zu 4—6 pCt. der Milchzucker $C_{12}H_{22}O_{11} + H_2O$, der sich vom Traubenzucker (S. 117) durch seine schwerere Löslichkeit in Wasser und Alcohol, seine viel geringere Krystallisationsfähigkeit und seine Unfähigkeit, durch Hefe direkt zu vergähren, unterscheidet. Dieser Zucker geht unter dem Einfluss eines Fermentes, das in der Milch schon präformirt ist oder sich erst beim Stehen der Milch bildet, durch Gährung in Milchsäure über. Diese Gährung wird wie alle Fermentprocesse durch höhere Temperatur begünstigt, verläuft daher im Sommer erheblich schneller als im Winter. Die so entstehende Milchsäure neutralisirt zunächst die alkalischen Salze der Milch, dann lässt sie die Reaction der Milch in eine saure übergehen und bei einem bestimmten Grade der Säuerung fällt das nur durch die alkalischen Salze der Milch in Lösung gehaltene Casein aus, die Milch gerinnt. Indem die Gerinnung sich in allen Schichten der Flüssigkeit vollzieht, entsteht eine weiche Gallerte, die dann sich mehr und mehr zusammenzieht und ein nur leicht opalisirendes Milchserum ausstösst. Dieses Serum enthält ausser Wasser: Albumin nebst etwas Globulin, den Rest des Milchzuckers, die freie Milchsäure, milchsaure Salze und die anorganischen Salze der Milch, von dem Fett kaum mehr als Spuren. Das ausfallende Casein reisst nämlich die mechanisch suspendirten Fettkügelchen nieder, es besteht also das Gerinnsel, der Käse, im Wesentlichen aus Casein + Fett. Das Milchserum nennt man auch Molken und unterscheidet die durch spontane Säuerung der Milch oder durch Zusatz einer Säure (Weinsäure) abgeschiedenen Molken als saure Molken von den süssen Molken, welche man in der Weise herstellt, dass man durch Zusatz von sog. Labsaft (Auszug der Magenschleimhaut mit verdünnter Kochsalzlösung, S. 137) das Casein zum Gerinnen bringt; hier bleibt der ganze Milchzucker als solcher erhalten, daher diese Molken auch süss schmecken. Die süssen Molken sind also Milch ohne Casein und Fett.

Der Milchzucker, an sich mit Hefezellen nicht gährungsfähig, kann durch verdünnte Säuren (Schwefel-, Salzsäure), ja selbst Milchsäure zum Theil in eine, direct der alcoholischen Gährung fähige Zuckerart: Galactose übergeführt werden. Wenn daher Milch auf Zusatz von Hefe langsam alcoholische Gährung eingeht, so beruht dies wohl darauf, dass zunächst Milchsäure entsteht, welche den Milchzucker zum Theil in Galactose verwandelt, worauf letztere durch die Einwirkung der Hefe in Alcohol und Kohlensäure gespalten wird.

Nach Soxhlet enthält die Kuhmilch als normalen Bestandtheil Citronensäure zu etwa 0,1 pCt., und zwar in Verbindung mit Kali oder Kalk; weniger davon enthält die Frauenmilch.

Von N-haltigen Extractivstoffen sind, ausser Lecithin, auch Kreatinin und Hypoxanthin (S. 225) nachgewiesen.

Unter den anorganischen Salzen der Milch (im Mittel zu 0,6 pCt.) überwiegt, ähnlich wie in den Blutkörperchen (S. 19) und Muskeln, Kali und Phosphorsäure über Natron und Chlor; die Salze bestehen hauptsächlich aus Kaliumphosphat, Calciumphosphat, Chlorkalium, geringen Mengen von Magnesiumphosphat und Spuren von Eisen. Es sind enthalten nach Bunge:

In 100 Theilen	Kali	Natron	Kalk	Magnesia	Eisenoxyd	Phosphorsäure	Chlor
Frauenmilch . .	0,7	0,3	0,3	0,1	0,006	0,5	0,4
Kuhmilch . . .	1,8	1,1	1,6	0,2	0,004	2,0	1,7

In der Milch der Fleischfresser sind Kalium und Natrium etwa in äquivalentem Verhältniss vorhanden, in der Milch der Herbivoren kommt erst auf 5 Th. Kali 1 Th. Natron. Ferner enthält die Milch nach Pflueger bis zu 7,6 pCt. CO_2.

Die Milch der verschiedenen Säugethiere enthält im Mittel einer Reihe von Analysen:

In 100 Theilen	Kuh-	Ziegen-	Schafs-	Esels-	Stuten-	Schweine-	Frauen-
	Milch						
Wasser	87,4	87,3	84,0	89,6	90,0	82,4	90,2
Feste Stoffe	12,6	12,7	16,0	10,4	10,0	17,6	9,8
Casein	2,9	3,0	} 5,3	} 2,3	} 1,9	} 6,1	} 1,5
Albumin	0,5	0,5					
Fett	3,7	3,9	5,4	1,6	1,1	6,4	3,1
Zucker	4,8	4,4	4,1	6,0	6,7	4,0	5,0
Salze	0,7	0,8	0,7	0,5	0,3	1,1	0,2

Am nächsten der Frauenmilch kommt die Eselsmilch, nur dass diese viel fettärmer ist; die Frauenmilch ist nach den Bestimmungen von I. Munk, Heubner u. A. kaum halb so reich an Eiweiss, aber etwas reicher an Zucker als die Kuhmilch. Indem man die Kuhmilch mit der gleichen Menge Wasser verdünnt und Zucker zusetzt, kann man sie der Frauenmilch möglichst ähnlich machen; nur enthält sie dann zu wenig Fett (etwa $1^1/_4$ pCt. weniger), was durch entprechenden Zusatz von Rahm (S. 255) ausgeglichen werden kann.

Die Frauenmilch unterscheidet sich von der Kuhmilch auch noch durch einen sehr geringen Gehalt an anorganischen Salzen, ferner durch kleinere Fettkügelchen (S. 254), endlich durch qualitative Differenzen in der Caseingerinnung. Hierbei bildet das Kuhcasein derbe Coagula, während das Frauencasein feinflockig ausfällt; bringt man aber das Casein in der Kuhmilch durch Wasserzusatz auf den Gehalt wie in der Frauenmilch, so fällt auch bei

der Gerinnung der also verdünnten Kuhmilch das Casein mehr feinflockig aus. Auch wird das Frauencasein vom Magensaft wie von künstlicher Verdauungsflüssigkeit (S. 138) leicht und fast vollständig gelöst, während vom Kuhcasein $^1/_4$ ungelöst zurückbleibt; bei der Magenverdauung wird, neben Albumose und Pepton, P-haltiges Nuclein (S. 22) abgespalten und nach Salkowski zum Theil, unter Freiwerden von Phosphorsäure, gelöst. Das Casein der Stutenmilch nähert sich in seinen Eigenschaften dem der Frauenmilch. Höchst wahrscheinlich erklärt sich hieraus die Erfahrung, dass Säuglinge Muttermilch besser vertragen als Kuhmilch, noch eher als aus den Differenzen der quantitativen Zusammensetzung beider.

Wie wird die Milch gebildet? Dass die Milch nicht ein einfaches Transsudat des Blutes ist, geht schon aus ihrer chemischen Zusammensetzung hervor. Es finden sich darin reichlich Casein und Milchzucker, beides Stoffe, die im Blute nicht enthalten sind; es finden sich ferner darin reichlich Fette, die das Blut nur sehr spärlich enthält, und endlich ist auch die Asche der Milch quantitativ anders zusammengesetzt als die des Blutplasma (S. 13). Die Milch ist das Secret der Milchdrüsen, das chemische Product der thätigen Drüsenzellen, welche zwar das Rohmaterial aus dem Blut beziehen, aber dies in eigenthümlicher Weise zu dem Secret verarbeiten.

Die Milchdrüsen sind nach dem Typus der zusammengesetzten acinösen Drüsen, ähnlich den Speicheldrüsen gebaut. Die Alveolen bilden laterale und terminale Ausbuchtungen der Ausführungsgänge; sie besitzen eine geschlossene Tunica propria, die Innenfläche der Alveolen wie der Gänge, in welche dieselben einmünden, ist von einer einfachen Lage von Zellen bedeckt, deren Gestaltung nach Heidenhain je nach den secretorischen Zuständen der Drüse ausserordentlich wechselt. Die Zellen sitzen der Wand bald mit breiter Basis auf, bald verschmälern sie sich nach aussen, sodass sie mit der Wandung nur durch einen schmalen Fortsatz zusammenhängen. An dem einen, dem Hohlraum zugewandten Ende geht bei der Secretion Abstossung und Verflüssigung des Zellleibes vor sich, sodass die Epithelien unmittelbar nach dem Absaugen flach und niedrig sind; es scheint also während des Saugaktes der innere Theil der Zellen, in welchem man oft Fetttröpfchen sieht, für die Milchbildung verwerthet zu werden. Bei sehr reichlicher Ernährung und sehr häufigem Absaugen findet man die Zellen im höchsten Zustande des Wachsthums; es werden also die Umwandlungen, welche die Zellen bei der Milchbildung durchmachen, durch das Säugen beschleunigt. Hiernach ist die frühere Anschauung, nach der die Milch durch den Zerfall der fettig umgewandelten Drüsenzellen entsteht, wonach also die Milch geradezu das fettig aufgelöste Organ sein sollte, nicht mehr zutreffend. Vielmehr ist die Bildung der Milch und die mit der Drüsenthätigkeit einhergehenden morphologischen Veränderungen der Drüsenzellen ganz analog denjenigen Vorgängen, wie sie sich bei der Bildung des Mund- und Bauchspeichels abspielen (S. 130 und S. 162).

Die Milchsecretion ist eine der bedeutendsten Leistungen des Organismus. Die Grösse des Milchertrages ist von einer

Reihe von Momenten abhängig, vor allem von der Entwicklung der Milchdrüse. Da die Bildung des Secretes zu dem Wachsen und Schwinden der Drüsenzellen in Beziehung steht, so ist diese übereinstimmend constatirte Erfahrung auch verständlich. Bei gleichem Futter produciren zwei Kühe von der gleichen Race und dem nämlichen Körpergewicht sehr ungleiche Mengen Milch, wenn ihre Milchdrüsen verschieden stark entwickelt sind. Es ist deshalb nicht angängig, eine mittlere Ausscheidungsgrösse anzugeben. Frauen produciren pro Tag zwischen 1 und $1^1/_3$ Liter Milch. Der höchste Ertrag an Milch bei Kühen beträgt 24 Liter = 25 Kgrm. Milch mit etwa 3 Kgrm. fester Bestandtheile. Nun beträgt aber das höchste Gewicht der Milchdrüsen kaum 5 Kgrm. mit 24 pCt. Trockensubstanz, einem Gesammtgehalt an festen Stoffen von 1,2 Kgrm. entsprechend. Demnach secerniren günstigen Falles die Milchdrüsen pro Tag $2^1/_2$ mal ihr eigenes Gewicht an festen Stoffen. Ziegen geben täglich $^1/_2$ bis 1 Liter Milch, Schafe 1 Liter und darüber.

Da eine entwickelte Drüse viel, eine unentwickelte bei gleicher Nahrungszufuhr wenig Milch bildet, so ist die Zeit, die seit der Geburt oder dem Wurf verflossen ist, für die Menge der Milch bestimmend, insofern die Entwicklung der Drüse kurz nach dem Ende der Schwangerschaft ihren Höhepunkt erreicht und dann, wenn auch nur ganz allmälig, zurückgeht. Dementsprechend sinkt auch mit der Dauer der Lactation ganz allmälig der Milchertrag. Die Lactationsperiode währt beim menschlichen Weibe und bei der Kuh etwa 10, beim Schaf und der Ziege rund 4 Monate.

Nach E. Pfeiffer soll bei der Frauenmilch der Zucker- und Fettgehalt stetig mehr oder minder zunehmen, während in Bezug auf das Eiweiss und die Salze keine constanten Aenderungen zu beobachten sind.

Bei der Ziege sinkt mit der Dauer der Lactation nach Stohmann der Caseingehalt zuerst etwas, hält sich dann eine Zeit lang constant und steigt später bedeutend an; der Buttergehalt sinkt im Allgemeinen mit der Zeit.

Es sei hier auch gleich des Unterschiedes zwischen der Colostrummilch (1.—5. Tag nach der Geburt, S. 254) und der späteren Milch vom 7. Tage ab gedacht.

In 100 Theilen	Wasser	Eiweiss	Fett	Zucker	Salze
Colostrummilch . . .	86,4	5,3	3,4	4,5	0,4
Milch	88,8	1,5	3,9	5,5	0,3

Die Colostrummilch ist reicher an festen Stoffen, hauptsächlich an Eiweisskörpern, und zwar bestehen letztere zumeist aus Albumin und nur aus wenig Casein; weiterhin nimmt das Casein auf Kosten des Albumin zu und schon am 7. Tage nach der Geburt finden wir in der Milch Casein mit nur wenig Albumin. Dagegen ist der Zuckergehalt der Colostrummilch kleiner.

Da die Grösse der Secretion in erster Linie von der Entwicklung der Milchdrüsen abhängt, so kommt die Nahrung, die dem milchenden Thiere zugeführt wird, erst in zweiter Reihe in Betracht insofern durch sie die bei der Thätigkeit einer allmäligen Auflösung anheimfallenden Drüsenzellen wiederaufgebaut werden sollen. Das Hauptmaterial, aus dem sich alle Protoplasmen regeneriren, ist das Eiweiss, daher ist auch kein Nährstoff auf die Milchbildung von einer Einwirkung, die mit der des Eiweiss zu vergleichen wäre. Steigerung der Eiweisszufuhr wirkt sowohl auf die Grösse des Milchertrages im Ganzen als auf den Gehalt der Milch an ihren wesentlichen Bestandtheilen, und zwar in erster Linie auf ihren Gehalt an Fett, weniger auf den Reichthum an Eiweisskörpern. Wir werden später bei Betrachtung der Zersetzungsvorgänge im Allgemeinen sehen, dass, wo Eiweiss zerfällt, aus den N-losen Atomgruppen des Eiweiss sich eine Substanz abspaltet, aus der sich Fett synthetisch bilden kann (S. 292). In der That geht auch aus Versuchen von Subbotin und Kemmerich an milchenden Hündinnen hervor, dass die Milchfette aus Eiweissstoffen sich bilden, da Fleischnahrung den Buttergehalt der Milch ausserordentlich erhöht.

Bei sehr dürftiger (eiweissarmer) Ernährung während der Belagerung von Paris fand Decaisne in der Frauenmilch nur 11,7 pCt. feste Stoffe und davon 3 pCt. Butter, 2,4 pCt. Casein, 6,1 pCt. Zucker, späterhin bei sehr eiweissreicher Nahrung 14,2 pCt. feste Stoffe und darunter 4,5 pCt. Butter, 2,7 pCt. Casein, 6,7 pCt. Zucker. Schon Franz Simon (1846) fand beim Uebergang von einer sehr spärlichen Diät zu fleischreicher Nahrung die festen Stoffe in der Frauenmilch von 9 auf 12 pCt. und den Buttergehalt von 1 auf 3,4 pCt. ansteigen. Ebenso stieg bei Ziegen nach Weiske bei reichlicher Zufuhr von Eiweiss die tägliche Milchmenge um 40 pCt., der Fettgehalt von 2,7 auf 3,1 pCt. und der Gesammtfettgehalt der Tagesmilch von 20 auf 33 Grm. Umgekehrt sank in Fütterungsreihen von I. Munk an Ziegen bei Verminderung der Eiweisszufuhr um etwa 15 pCt. die Milchmenge um 18 pCt., die festen Stoffe um 27 pCt., der Gesammtfettgehalt nur um knapp 10 pCt., dagegen die Zuckermenge um 23 pCt. Für Kühe hat G. Kühn angegeben, dass das relative Verhältniss von Casein und Fett nicht in so hohem Grade durch die Eiweisszufuhr beeinflusst werde. Der Erfolg gesteigerter Ernährung zeige sich hier erst nach einiger Zeit und zwar zumeist in der ersten Periode der Lactation. Um daher bei Kühen und Ziegen einen hohen Milchertrag und reichen Fettgehalt der Milch zu erzielen, giebt man zu genügenden Mengen Wiesenheu ein eiweissreiches Beifutter: Mehl, Kleie etc.

Zusatz von Fett zur Nahrung scheint den Fettgehalt der Milch eher zu verringern, wofern nicht gleichzeitig genügend Eiweiss in der Nahrung enthalten ist. Das Nahrungsfett macht erst dann den Fettgehalt der Milch ansteigen, wenn die übrigen Nahrungsbestandtheile ohne den Fettzusatz für die Erhaltung eines kräftigen Ernährungszustandes im Allgemeinen, also auch für die Entwick-

lung der Milchdrüsen, für die Neubildung der Drüsenzellen genügend sind.

Auf die Menge des Milchzuckers in der Milch haben die Kohlehydrate der Nahrung keinen Einfluss. Dass übrigens der Milchzucker, mindestens zum grossen Theil, von den Eiweissstoffen abstammt, geht daraus hervor, dass auch bei ausschliesslicher Fleischnahrung Hündinnen in ihrer Milch einen erheblichen Zuckergehalt haben.

Jede Portion Milch, welche einer gefüllten Brustdrüse bis zu ihrer Entleerung entzogen wird, hat einen im Allgemeinen mit der Entnahme ansteigenden Fettgehalt und zwar auch, wenn die Portion noch so klein ist. Beim Melken in Absätzen, „gebrochenes Melken", ist auch bei der Kuhmilch die Fettzunahme recht beträchtlich. Der Buttergehalt der Abendmilch bei Kühen und Ziegen ist bis zum Doppelten grösser als derjenige der Morgenmilch. Im Sommer liefern die Kühe mehr und butterreichere Milch als im Winter.

Es zeigt auch die Race einen unverkennbaren Einfluss auf die Grösse des Milchertrages und den Gehalt der Milch an festen Stoffen, sieht man ja auch trotz gleicher Grösse und gleicher Ernährung der Thiere die Milchdrüsen bei Individuen verschiedener Race verschieden gut entwickelt. Im Allgemeinen findet man bei den meisten Niederungsracen (Holländer, Oldenburger u. A.) einen grossen Milchertrag, aber eine an festen Stoffen und an Fett ärmere Milch als bei den Höhenracen (Schweizer, Allgäuer, Tyroler), die wiederum einen geringeren Milchertrag liefern; bei ersteren beträgt der Fettgehalt 3—3,5 pCt. (bei 11—12 pCt. Trockensubstanz), bei letzteren 4—4,5 pCt. (bei 13—14 pCt. Trockensubstanz).

Was den Einfluss des Alters des milchenden Thieres auf die Güte der Milch anlangt, so haben die Untersuchungen von Becquerel und Vernois ergeben, dass die Milch 4jähriger Kühe die meisten festen Stoffe enthält und dass sie bei älteren Thieren allmälig ärmer daran wird. Nach Pfeiffer und Uffelmann ist die Milch älterer Frauen reicher an Eiweiss, Zucker und Salzen als diejenige der jüngeren.

Der Einfluss der Entwöhnung, der Sistirung des Säugegeschäftes zeigt sich darin, dass schon zwei Tage nach der Entwöhnung der Gehalt der Milch an festen Stoffen stark abnimmt.

Während der Schwangerschaft (Trächtigkeit) lässt die Milchsecretion meist erheblich nach; auch nehmen die festen Bestandtheile an Menge ab, die Milch wird wässeriger.

In die Milch gehen von eingeführten Arzneimitteln über: Jod, Eisen, Blei, Opium, und eine Reihe von Farbstoffen (Färberröthe, Cochenille). Bei Fütterung von Kühen mit Oelkuchen (Leinöl, Rüböl) nimmt die Milch einen eigenthümlich öligen Geschmack an, die Butter ist gelbgefärbt und schmeckt ranzig; die Milch von Kühen, welche Laucharten und gewisse Doldenpflanzen gefressen haben, nimmt den Geruch und Geschmack jener Pflanzen an. Bei Fütterung mit Trebern, den Rückständen von der Bierbereitung aus Gerstenmalz, und mit Schlempe, den Rückständen von der Spiritusfabrikation aus Kartoffeln, wird

die Milch meist wasserreicher und fettärmer, reagirt entweder schon schwach sauer oder zeigt stärkere Tendenz zum Sauerwerden. Am gehaltreichsten scheint die Milch bei Trockenfütterung zu sein.

Die sog. Haltung der Thiere beeinflusst die Grösse des Milchertrages in unzweifelhafter Weise. Durch Muskelarbeit wird nach Fleischmann der Milchertrag erniedrigt, doch bei mässiger Arbeit nur wenig und häufig zum Vortheil der festen Stoffe in der Milch. Aber die Muskelthätigkeit greift auch noch mittelbar auf die Milchsecretion durch ihren Einfluss auf Athmung, Kreislauf, vielleicht auch auf die Ausnutzung der Nährstoffe ein und setzt dadurch Veränderungen, welche eine Zunahme der Milchmenge bedingen können. Bei mässiger Bewegung überwiegen die günstigen mittelbaren Folgen, bei starker Muskelarbeit die ungünstigen unmittelbaren Folgen. So kann mässige Bewegung nach einer Beobachtung von H. Munk sowohl den Milchertrag als den Gehalt der Milch an festen Stoffen, insbesondere an Casein und Fett, erhöhen. Auch die ärztliche Erfahrung lehrt, dass mässige Bewegung säugender Frauen eher von Vortheil für die Quantität und Qualität der gelieferten Milch ist.

In wie weit das Nervensystem die Milchsecretion beeinflusst, wird in der speciellen Nervenphysiologie Gegenstand der Erörterung bilden.

Aus der Milch der Steppenstuten oder auch wohl aus der der Kühe wird dadurch, dass man dieselbe durch Zusatz von Hefe in alcoholische Gährung versetzt (S. 121), ein eigenthümliches geistiges Getränk, Kumys genannt, bereitet. Es enthält etwa 10 pCt. fester Stoffe und zwar 2—3 pCt. Alcohol, je 2 pCt. Fett und Zucker, 1 pCt. Milchsäure und 1—2 pCt. Casein; ausserdem etwa 1 Volumproc. CO_2. Durch Vergährung der Milch mit kaukasischen Kefyrkörnern (Hefezellen und fadenförmige Bacillen einschliessend) entsteht ein anderes geistiges Getränk, der Kefyr, der nach 2—3tägiger Gährung 3,8 pCt. Eiweiss, je 2 pCt. Fett und Zucker, knapp je 1 pCt. Alcohol und Milchsäure enthält.

8. Einnahmen und Ausgaben des Thierkörpers; Bilanz des thierischen Haushaltes.

Der thierische Organismus gibt dauernd aus
- durch die Lungen: Kohlensäure und Wasserdampf,
- durch die Nieren: Harnstoff, Harnsäure etc., Wasser, Salze,
- durch die Haut: wenig Kohlensäure, Wasser, Talg,

ferner von der Oberfläche der Haut und der Schleimhäute die sich abstossenden Epidermoidalgebilde (Haare, Nägel, Wolle etc.) und Schleim. Ferner erleidet der Körper zeitweilige nicht unerhebliche Verluste durch die Milch, die Samenflüssigkeit und die Eier.

Der Organismus nimmt dafür auf
- durch die Lungen: Sauerstoff,

mit der Nahrung: Wasser, Mineralsalze, Eiweissstoffe, Fette Kohlehydrate,

und zwar die Bestandtheile der Nahrung abzüglich der des Kothes (S. 179). Es handelt sich nun darum, Einnahmen und Ausgaben mit einander zu vergleichen, also die Bilanz des thierischen Haushaltes zu ziehen und festzustellen, wie gross müssen die Einnahmen des Thierkörpers sein, um die mit dem Ablauf der Lebensprocesse verbundenen nothwendigen Ausgaben zu decken, sodass der Körper auf seinem stofflichen Bestand bleibt, also weder Gewichtszunahme noch -Abnahme im Ganzen wie seinen einzelnen Theilen, den Organen und Geweben zeigt. Sodann wie die Einnahmen qualitativ und quantitativ beschaffen sein müssen, wenn dadurch nicht nur die Ausgaben gedeckt werden sollen, sondern noch eine Zunahme des Körpers im Ganzen wie einzelner Gewebe, insbesondere also z. B. Mästung erzielt werden oder ein Wachsthum des jugendlichen Organismus ermöglicht sein soll?

Chemische Zusammensetzung des Thierkörpers. Die wesentlichen Stoffe sind, nach ihrem quantitativen Vorkommen geordnet: Wasser, Eiweiss (+ leimgebende Substanz), Fett und Mineralsalze (Aschebestandtheile). Die daneben vorkommenden, N-haltigen, wie Harnstoff, Harnsäure, Kreatin u. A., betragen ebenso wie die N-freien (Glycogen, Zucker) nur höchstens 1 pCt. des Körpergewichtes, sodass sie ohne erheblichen Fehler ausser Rechnung bleiben können. Nach den Bestimmungen von Volkmann, E. Bischoff u. A. bestehen 100 Th. Mensch im Mittel aus 64 Th. Wasser, 16 Th. Eiweiss (+ Leim), 15 Th. Fett und 5 Th. Mineralstoffen. Da die Muskeln 42—43 Th. des Gesammtkörpers ausmachen und selbst 21 pCt. Eiweiss und 75 pCt. Wasser enthalten, ist rund die Hälfte des gesammten Körpereiweiss sowie mehr als die Hälfte des gesammten Körperwassers in den Muskeln aufgespeichert.

Principien für die Ermittelung des Gesammtstoffwechsels. Die Bilanz des Wassers ergiebt sich, wenn man von dem mit dem Getränk direct und dem mit der Nahrung eingeführten Wasser diejenigen Wassermengen abzieht, welche mit dem Harn, dem Koth und der Respiration den Körper verlassen. Die Berechnung des zersetzten Eiweiss basirt auf der von Bischoff und C. Voit (1860) für den Carnivoren und den Menschen ermittelten Thatsache, dass die N-Ausscheidung durch den Harn ein directes Maass für die Grösse des Eiweissumsatzes abgiebt, indem alles zerstörte Eiweiss (vorausgesetzt, dass die Thiere nicht in der Lactation sich befinden) in Form von N-haltigen Endproducten, wie Harnstoff, Harnsäure etc. aus dem Körper einzig und allein durch den Harn austritt. Die Menge des mit der Nahrung resorbirten Eiweiss ergiebt sich aus der Differenz des Stickstoffs in der Nahrung und im Koth. Da das Eiweiss 16 pCt. Stickstoff enthält, so entspricht 1 Th. Stickstoff: 6,25 Th. Eiweiss. Zieht man ferner nach Pettenkofer und Voit von der Gesammtausscheidung an Kohlenstoff (durch Harn, Koth und Respiration) die dem um-

gesetzten Eiweiss entsprechende Kohlenstoffmenge (Eiweiss enthält 53,6 pCt. C) ab, so ergiebt der Rest den Kohlenstoff, der dem zerstörten resp. zum Ansatz gelangten Körperfett (dies ist ja der wesentlichste C-haltige, N-freie Bestandtheil des Thierkörpers) entspricht. Da die Fette im Mittel 76,5 pCt. C enthalten, so hat man den für den Kohlenstoff des Fettes gefundenen Werth einfach mit $\frac{100}{76,5} = 1,3$ zu multiplieiren, um die entsprechende Fettmenge zu erhalten. Die Bilanz der anorganischen Salze ergiebt sich aus dem Vergleich der in der Nahrung eingeführten Salze mit der Summe der Salze, welche durch Harn und Koth den Körper verlassen.

Nach einem Vorschlage von Voit berechnet man den Harnstickstoff, statt auf Eiweiss, auf zerstörtes Körpergewebe, als dessen Typus man das Muskelfleisch nimmt; dieses enthält durchschnittlich 3,4 pCt. N, sodass je 1 Grm. N im Harn etwa 30 Grm. zersetztes „Fleisch“ entspricht.

Für das Verständniss empfiehlt es sich, von der Betrachtung des Stoffwechsels im Hungerzustand auszugehen, also demjenigen Zustand, in welchem die Einnahmen des Körpers einzig und allein in dem eingeathmeten Sauerstoff der atmosphärischen Luft bestehen (absolute Inanition oder absolute Carenz) oder höchstens noch geringe Wassermengen aufgenommen werden. Bidder und Schmidt (1852) haben solche, den Gesammtstoffwechsel berücksichtigenden Versuche an einer Katze, Bischoff, C. Voit und Pettenkofer am Hund und am Menschen, J. Ranke, ferner Senator, Zuntz und I. Munk sowie Luciani am Menschen ausgeführt. Es zeigte sich zunächst, dass die der Inanition ausgesetzten Thiere infolge der durch die Zersetzung ihrer Körperbestandtheile bedingten Ausscheidungen einen Gewichtsverlust erleiden, der an den ersten Hungertagen am bedeutendsten ist, dann eine Zeit lang ziemlich gleichmässig abläuft, um später immer kleiner zu werden. Aus der Constanz des Verhältnisses der N-Ausscheidung durch den Harn zum Körpergewicht geht hervor, dass der hungernde Organismus, wenn er von seiner eigenen Körpersubstanz zehrt, um so mehr davon verbraucht, je mehr er besitzt. Erwachsene Hunde sterben erst, wie schon ältere Versuche von Chossat (S. 114) zeigen, wenn sie $^2/_5$ bis $^1/_2$ ihres Körpergewichtes verloren haben, jüngere nach Verlust von nur $^1/_3$, ganz junge Hunde schon nach einem Verluste von $^1/_5$ ihres Körpergewichtes. Der über 3 Jahre alte fette Hund von F. A. Falck lebte bei absoluter Carenz 61 Tage. Die N-Ausscheidung durch den Harn wird vom 3.—5. Hungertage ab ziemlich gleichmässig; sie steht in einem constanten Verhältniss zu dem jeweiligen Körpergewicht und nimmt daher, letzterem parallel laufend, bis zum Tode hin langsam ab. Im Anfang sinkt die Kohlensäure-Ausscheidung stärker ab als der Sauerstoffverbrauch; sehr bald, schon am 3. Tage erreichen beide, bezogen auf die Einheit des Körpergewichtes, nach Zuntz einen Minimalwerth, unter den sie nicht weiter absinken.

Bei der hungernden Katze von Voit, die nach einer Abnahme ihres Körpergewichtes um $^1/_3$ starb, betrug der Gewichtsverlust von je 100 Theilen frischem Organ:

Fett	Milz	Leber	Muskeln	Blut	Nieren	Darm	Knochen	Hirn
97	67	54	31	27	26	18	14	3

Nach den Bestimmungen von Pettenkofer und Voit verliert ein grosser, 33 Kgrm. schwerer Hund pro Tag 500 Grm. von seinem Körpergewicht und verbraucht dabei 38 Grm. Eiweiss und 100 Grm. Fett, oder rund 1 Grm. Eiweiss (5 Grm. „Fleisch“) und ·3 Grm. Fett pro Körperkilo. Kleine Hunde verbrauchen erheblich mehr Körpereiweiss pro Kilo Thier, bis dreimal so viel als grosse. Nach Rubner hängt dies z. Th. von dem geringeren Fettbestande am jugendlichen Körper, z. Th. davon ab, dass je kleiner das Thier, desto relativ grösser die Körperoberfläche und somit auch der Wärmeverlust durch Abkühlung; dem grösseren Wärmeverlust muss, soll die Eigenwärme des Thieres constant bleiben, die Wärmebildung sich anpassen, daher der grössere Eiweissverbrauch; endlich scheinen auch die jugendlichen, wachsenden Zellen an sich einen grösseren Stoffverbrauch zu haben, als die erwachsenen Zellen. Erhält das hungernde Thier Wasser, so erfolgt dadurch eine Steigerung der N-Ausscheidung durch den Harn.

An einem 24 Stunden hungernden Menschen (von 71 Kgrm. Körpergewicht) fanden Pettenkofer und Voit den täglichen Verlust zu 890 Grm. Wasser, 78 Grm. Eiweiss, 215 Grm. Fett oder rund 1 Grm. Eiweiss und 3 Grm. Fett pro Körperkilo. Je fettreicher das Individuum, um so kleiner ist dessen Eiweissconsum, je fettärmer, um so grösser. Daher fand bei einem fetten Mann von 71 Kgrm. und am zweiten Hungertage Ranke einen Verbrauch von nur 50 Grm. Eiweiss und 205 Grm. Fett, bei einem mageren Manne von nur 57 Kgrm. dagegen Zuntz und I. Munk am 1. Hungertage einen Verbrauch von 88 Grm. Eiweiss und 170 Grm. Fett, am 5. Hungertage einen Verbrauch von 69 Grm. Eiweiss und 160 Grm. Fett, endlich Luciani für den 10. Hungertag 59 Grm. Eiweiss und 170 Grm. Fett, für den 20. Hungertag 38 Grm. Eiweiss (0,6 Grm. pro Körperkilo) und 165 Grm. Fett. Der Gewichtsverlust beim Hunger trifft zu $^2/_3$ auf Abgabe von Wasser, zu $^1/_{12}$ auf Verlust von Körpereiweiss, zu $^1/_4$ auf Körperfett. Nimmt daher das hungernde Thier so viel Wasser auf, als es ausscheidet, so büsst es täglich viel weniger an Substanz ein, als ohne Wasser. Daher wird die absolute Inanition schlechter vertragen, als wenn dabei Wasseraufnahme ermöglicht ist (S. 114). Wie die Carnivoren, so können auch Menschen um so länger die Inanition ertragen, je träger ihr Stoffwechsel ist d. h. je älter sie sind. Kinder erliegen bekanntlich dem Hungertode früher als Er-

wachsene; am längsten ertragen ältere noch ziemlich kräftige Leute die Nahrungsentziehung.

Ueber den Stoffwechsel der Herbivoren im Hungerzustande liegen nur wenige Erfahrungen vor. Aus der Versuchsreihe von Grouven am Ochsen ergiebt sich das bemerkenswerthe Resultat, dass die grossen Herbivoren weniger Körpereiweiss in der Carenz verbrauchen und zwar pro Körperkilo nur etwa halb so viel als der hungernde Hund. Und doch vertragen Herbivoren die Inanition weniger lange als Carnivoren. Zunächst sinkt schon in den ersten Hungertagen das Gewicht rapide, was wohl so zu deuten ist, dass die reichlichen im Darm vorher angehäuften Futtermassen, die bis zu 30 pCt. des Körpergewichtes betragen können, soweit sie für den Organismus unverwerthbar, in den ersten Hungertagen allmälig mit dem Koth ausgestossen werden, während ausserdem die Körpersubstanz selbst Mangels Zufuhr neuer Nahrung Verluste erleidet. Ungeachtet dessen sollen Pferde den Hunger bis zu 14 Tagen ohne dauernde Schädigung ertragen können, vorausgesetzt, dass ihnen Wasser nach Belieben gegeben wird; dauert die Inanition über 14 Tage, so vermag danach selbst reichliche und gute Fütterung sie nicht mehr am Leben zu erhalten, sie erliegen allmälig der Erschöpfung. Der Tod tritt beim hungernden Pferde erst zwischen dem 20. und 30. Hungertage ein: ein 405 Kgrm. schweres Pferd, das nach 30tägiger Inanition starb, hatte nach Colin 80 Kgrm., also nur $^1/_5$ seines Körpergewichtes eingebüsst. Kleine Herbivoren, z. B. Kaninchen, verbrauchen dagegen viel mehr Körpereiweiss, als die grossen (Ochs, Pferd), ziemlich ebenso viel wie gleich schwere Carnivoren (Hunde). Nach Finkler nimmt auch bei ihnen (Meerschweinchen) die CO_2-Abgabe schneller ab, als der O-Verbrauch, sodass der respiratorische Quotient von 0,9 bis auf 0,75 sinkt, wie beim Fleischfresser, zum Zeichen, dass während der Fütterung vorzugsweise Kohlehydrate, beim Hunger vorzugsweise Fleisch und Fett zerstört werden (S. 81).

In den Versuchen von Meissl und Strohmer an hungernden Schweinen verlor ein Thier von 144 Kgrm. im Mittel von 3 Tagen 61 Grm. Eiweiss und 253 Grm. Fett, ein anderes Thier von 121 Kgrm. im Mittel von 5 Hungertagen 42 Grm. Eiweiss, dazu am 2. Tage 225 Grm. Fett; also betrug der Eiweissumsatz nur 0,4 bezw. 0,33 Grm. pro Körperkilo, d. h. nur etwa halb so viel als beim Menschen und den Carnivoren.

Stoffwechsel gefütterter Thiere. Ein Hund verbraucht im Hungerzustand täglich eine gewisse Menge von seinem Körpereiweiss („Fleisch") und Körperfett. Man könnte nun meinen, dass man den Hund dadurch auf seinem Eiweissstand erhalten kann, wenn man ihm für die Eiweissmenge, die er bei Inanition von seinem eigenen Körper verbraucht, das Aequivalent z. B. in Form von Fleisch mit der Nahrung zuführt. Indess trifft diese Vorstellung in Wirklichkeit nicht zu. Sobald den Zellen des Körpers

Eiweiss zugeführt wird, ändern sich die Bedingungen des Zerfalles; es wächst der Eiweisszerfall und damit die Stickstoffausscheidung durch den Harn, sodass ungeachtet der Zufuhr einer dem in der Inanition ausgeschiedenen Harnstickstoff äquivalenten Eiweissmenge der Hund von seinem Körpereiweiss zusetzt. Vielmehr muss dem Hund nach Voit $2^1/_2$ mal so viel Stickstoff in Form von Eiweiss mit der Nahrung gegeben werden, als er im Hungerzustand an Stickstoff ausgeschieden hat, wenn er sich auf seinem Eiweissstand oder, wie man sagt, im N-Gleichgewicht erhalten soll, und rund 7 mal so viel Eiweiss, wenn er zugleich auf Kohlenstoffgleichgewicht verharren soll (10 Th. Fett können durch 23 Th. Eiweiss ersetzt werden). Die kleinste Fleischmenge, die zu Körpergleichgewicht führt, nennt man das „Erhaltungsfutter". Demnach muss man dem Hund 7—8 Grm. Eiweiss oder 40 Grm. Fleisch pro Körperkilo und Tag geben, oder mit anderen Worten: eine $^1/_{25}$ seines Körpergewichtes entsprechende Fleischmenge; unter diesen Umständen befindet er sich etwa im N- und C-Gleichgewicht zwischen Einnahmen und Ausgaben. Fast der gesammte Stickstoff geht in Form von Harnstoff (zum geringen Theil in Form der dem Harnstoff nahestehenden N-haltigen Stoffe, wie Harnsäure, Kreatinin etc.) durch die Nieren heraus, während umgekehrt etwa $^4/_5$ vom Kohlenstoff durch die Lungen und nur $^1/_5$ durch den Harn den Körper verlassen. Endlich erscheinen von dem aufgenommenen Sauerstoff etwa 80 pCt. in Form von CO_2 in der Exspirationsluft (S. 77). Erhält ein Hund mehr als $^1/_{25}$ seines Körpergewichtes, so setzt er „Fleisch" d. h. eiweisshaltige Körpersubstanz an; er scheidet in Form von Harnstoff weniger Stickstoff aus, als das zugeführte Fleisch enthält. Dadurch wird er „fleischreicher", und hiermit steigt auch sein Eiweissumsatz, sodass er nunmehr zur Erhaltung seines Eiweissstandes oder des N-Gleichgewichtes einer reichlicheren Fleischzufuhr bedarf. Um daher bei reiner Fleischfütterung Ansatz zu bewirken, ist eine fortwährende Steigerung der Fleischzufuhr erforderlich. Schliesslich gelangt man bei stetiger Steigerung der täglichen Eiweisszufuhr zu einer Fleischration, die der Hund nicht mehr zu bewältigen vermag, seine Fresslust nimmt ab und damit auch bald sein Körpergewicht. In dem Maasse, als nunmehr seine Fleischmasse abnimmt, bedarf er wieder einer nur geringeren Fleischzufuhr. Jedenfalls hat es hiernach seine Schwierigkeit, durch ausschliessliche Fleischfütterung einen Eiweissansatz d. i. Zunahme des Körperfleisches zu erzielen. Ausser Eiweiss (Fleisch) verliert aber das hungernde Thier auch noch von seinem Fett am Körper (S. 265). Voit und Pettenkofer haben nun gezeigt, dass bei kleineren Gaben von Fleisch der Körper ihres 30 Kgrm. schweren Hundes noch Eiweiss und Fett einbüsste, dass aber mit steigenden Fleischmengen der Verlust an beiden Stoffen immer geringer wurde, bis endlich mit 7—8 Grm. Eiweiss pro Körperkgrm. der Eiweiss- und Fettbestand des Körpers erhalten blieb. Wenn es hiernach auch möglich ist, einen gut genährten Hund mit reinem Fleisch,

also mit einer nur aus Wasser, anorganischen Salzen und Eiweiss (die geringen Mengen von Fett und Kohlehydraten [S. 217] sind kaum zu berücksichtigen) bestehenden Nahrung auf die Dauer zu erhalten, so gelingt dies nicht, sobald das Thier schlecht genährt und fettarm ist, weil je fettärmer das Thier, desto grösser sein Eiweissverbrauch ist (S. 265).

Einfluss der Fette und Kohlehydrate auf den Stoffverbrauch. Ein hungernder Mensch bezw. Hund verbraucht pro Tag und Körperkilogramm rund 1 Grm. Eiweiss und 3 Grm. Fett von seinem Körper. Voit hat gezeigt, dass bei Eiweisshunger selbst eine sehr grosse Fettzufuhr (bis zu 300 Grm. täglich) den Eiweissverbrauch kaum zu beeinflussen vermag; es kann dadurch nur die Abgabe von Körperfett verringert bew. verhütet werden. Daher können bei reiner Fettfütterung Carnivoren länger am Leben bleiben als bei absoluter Carenz. Auch ausschliessliche Fütterung mit Kohlehydraten kann den Verbrauch von Körpereiweiss höchstens herabdrücken, aber nicht aufheben, daher die Thiere zu Grunde gehen, aber sehr viel später als bei Carenz. Anders verhält es sich, wenn, neben Fleisch, Fett oder Kohlehydrate gefüttert werden. Bei gleichzeitiger Zufuhr von Fleisch und Fett wird eine geringere Eiweissmenge zerstört, als bei ausschliesslicher Fleischfütterung. Das Fett übt eine eiweissersparende Wirkung: man kann daher durch Fleischmengen, die an sich für den Bedarf des Körpers nicht genügen, N-Gleichgewicht erreichen, wenn man zum Fleisch noch Fett hinzugibt. Durch Zusatz von Fett zur Fleischnahrung kann man also Eiweissansatz erzielen und zwar bei genügender Fettzufuhr schon durch mittlere Fleischmengen einen ebenso starken Eiweissansatz als sonst durch die doppelte und dreifache Fleischmenge. Gleichzeitig wird auch der Fettverbrauch im Körper beschränkt und bei mittleren Fettgaben schon Fettansatz bewirkt. Auch wird, je mehr Fett am Körper, desto niedriger der Eiweisszerfall, daher ein mageres Thier ceteris paribus mehr Eiweiss verbraucht, als ein fettes (S. 265, 268).

Sehr ähnlich dem Fett verhalten sich die Kohlehydrate, wenn sie neben Eiweiss gefüttert werden. Zugabe von Zucker oder von Stärkemehl, das im Darm in Zucker übergeführt wird, zur Fleischnahrung bewirkt eine Ersparniss im Eiweissumsatz, die selbst grösser ist als seitens der gleichen Fettmenge, und nicht minder eine Herabsetzung des Fettverbrauches. Sehr reichliche Zufuhr von Kohlehydraten neben geringer Eiweissration kann beim Hunde wie Menschen nach Salkowski, I. Munk u. A. den Eiweissumsatz sogar bis unter die Grösse des Hungerverbrauches herabdrücken. In der Praxis künstlicher Mästung finden daher die Kohlehydrate eine um so ausgedehntere Verwendung, als sie viel billigere Nährstoffe sind wie das Fett.

Noch erheblicher als seitens der Kohlehydrate und Fette ist die eiweissersparende Wirkung des Leims: besten Falles ersetzen

100 Th. Leim etwa 36 Th. Eiweiss. Daher vermag Zusatz von Leim zur Fleischnahrung N-Gleichgewicht herbeizuführen bei Fleischmengen, die nach I. Munk nur 1/6 vom Bedarf des Thieres entsprechen. Reicht das gefütterte Fleisch an sich schon für den Bedarf des Thieres aus, so bewirkt eine Zugabe von Leim nunmehr Eiweissansatz. Dagegen vermag der Organismus bei ausschliesslicher Fütterung mit Leim, Kohlehydraten, Fett und den nöthigen Mineralsalzen ebenso wenig zu bestehen als bei alleiniger Einführung von Kohlehydraten und Fetten.

Sehr lehrreich ist es, den Stoffwechsel bei dem 33 Kgrm. schweren Hunde von Pettenkofer und Voit zu verfolgen, je nachdem er ausschliesslich mit Fleisch oder mit Fleisch und Fett oder mit Fleisch und Kohlehydraten gefüttert wurde.

1. Fütterung mit 1500 Grm. Fleisch.

Aufgenommen:	51 Grm. N,	188 Grm. C,	1138 Grm. Wasser.
Ausgeschieden:			
durch Harn	50 „ „	30 „ „	920 „ „
„ Koth	1 „ „	5 „ „	29 „ „
„ Athmung	— „ „	149 „ „	365 „ „
im Ganzen	51 Grm. N,	184 Grm. C,	1314 Grm. Wasser.

Es bestand also N- und C-Gleichgewicht, nur gab der Körper 180 Grm. Wasser ab; 1500 Grm. Fleisch sind also für den grossen Hund eine Nahrung.

2. Fütterung mit 500 Grm. Fleisch und 100 Grm. Fett.

Aufgenommen:	17 Grm. N,	139 Grm. C,	380 Grm. Wasser.
Ausgeschieden:			
durch Harn	16,5 „ „	10 „ „	307 „ „
„ Koth	0,3 „ „	4 „ „	8 „ „
„ Respiration	— „ „	99 „ „	275 „ „
im Ganzen	16,8 Grm. N,	113 Grm. C,	590 Grm. Wasser.

Es bestand also N-Gleichgewicht, dagegen wurden sogar 26 Grm. C = 34 Grm. Fett angesetzt, anderseits aber 210 Grm. Wasser abgegeben.

3. Fütterung mit 400 Grm. Fleisch und 250 Grm. Zucker.

Aufgenommen:	13,6 Grm. N,	141 Grm. C,	676 Grm. Wasser.
Ausgeschieden:			
durch Harn	12,6 „ „	8 „ „	241 „ „
„ Koth	0,8 „ „	5 „ „	26 „ „
„ Respiration	— „ „	147 „ „	721 „ „
im Ganzen	13,4 Grm. N,	160 Grm. C,	988 Grm. Wasser.

Also bestand auch hier N-Gleichgewicht, dagegen wurden 19 Grm. C = 25 Grm. Fett und 300 Grm. Wasser vom Körper verloren.

Durch Zusatz mittlerer Mengen von Fett oder Kohlehydraten kann N-Gleichgewicht schon bei einer 3mal kleineren Eiweissration erzielt werden.

Stoffwechsel des Menschen. Auch hier erfolgt der Eiweiss- und Fettverbrauch nach denselben Gesetzen, wie beim Fleischfresser. Gleichwie dem letzteren, müssen auch dem Menschen bei

ausschliesslicher Fleischnahrung ausserordentlich grosse Mengen von Fleisch einverleibt werden, wenn Eiweissverbrauch und -Zufuhr einander decken sollen, während auch beim Menschen, gleichwie bei Carnivoren, bei Zusatz von Fett und Kohlehydraten zur Fleischnahrung sich der nämliche Erfolg schon durch eine viel geringere Fleischzufuhr erzielen lässt. Durch reichliche Fleischzufuhr kann bei fettreichem Körper zwar der Eiweissbedarf gedeckt werden, ja sogar Eiweissansatz erfolgen, schwieriger aber der Fettverbrauch, sodass event. eine Abnahme des Körperfettes eintritt; diese Erfahrung wird von der ärztlichen Praxis zum Zweck der Beseitigung übermässiger Korpulenz benutzt, indem solche Individuen auf ausschliessliche Fleischnahrung, sog. Banting-Cur gesetzt werden. Lässt sich somit auch durch ausschliessliche Fleischnahrung N-Gleichgewicht erzielen, so ist doch durch (fettfreies) Fleisch allein beim Menschen — und darin ergiebt sich hier ein Unterschied gegenüber dem Carnivoren — eine vollständige Ernährung kaum erreichbar. Vielmehr bedarf der Körper zur vollständigen Ernährung gewisser Mengen N-freien, C-haltigen Materials, die als Ersatz des, wie wir später sehen werden, für die Wärmebildung und mechanische Arbeitsleistung verbrauchten Fettes erfordert werden. Im Einklang hiermit lehrt die Erfahrung, dass nicht nur Körpergleichgewicht, sondern auch die normale Leistungsfähigkeit des Menschen am ehesten durch eine gemischte, aus Eiweiss, Fett und Kohlehydraten bestehende Kost erzielt wird. Ein erwachsener Mensch bedarf zur ausreichenden Ernährung bei Ruhe resp. bei leichter Arbeit:

100 Grm. (trockenes) Eiweiss,
60 „ Fett,
350 resp. 400 „ Kohlehydrate.

Ein Theil der Kohlehydrate kann durch Fett ersetzt werden, wobei zu berücksichtigen ist, dass nach Rubner 23 Theile Stärke äquivalent sind 10 Theilen Fett; also z. B. statt 60 Grm. Fett und 350 Grm. Kohlehydrate: 100 Grm. Fett und 250 Grm. Kohlehydrate. In diesem täglichen Kostmaass steht die Menge der N-haltigen Stoffe (Eiweiss) zu der der N-losen Stoffe (Fett + Kohlehydrate) in dem Verhältniss wie 1 : 4—5. C. Voit hält es für empirisch festgestellt, dass sich bei zweckmässiger Ernährung die N-haltigen zu den N-losen Stoffen in der Nahrung wie 1 : 4—5 verhalten sollen.

Um eine Vorstellung von den einzelnen Ausgabeposten des menschlichen Haushaltes zu gewinnen, sei eine von Pettenkofer und Voit an einem kräftigen ruhenden, d. h. nicht arbeitenden Menschen von ca. 70 Kgrm. Körpergewicht ausgeführte 24stündige Versuchsreihe vorgeführt. Das Versuchsindividuum nahm insgesammt auf:

137 Grm. Eiweiss
117 „ Fett
352 „ Kohlehydrate } mit 19,5 Grm. N und 315,5 „ C
2016 „ Wasser

und schied bei Körperruhe aus:

mit dem Harn	17,4 Grm. N,	12,7 Grm. C,	1279 Grm. Wasser,
„ „ Koth	2,1 „ „	14,5 „ „	83 „ „
„ der Respiration	— „ „	248,6 „ „	828 „ „
im Ganzen	19,5 Grm. N,	275,8 Grm. C,	2190 Grm. Wasser.

Also befand sich der Körper in N-Gleichgewicht, gab 174 Grm. Wasser ab, behielt dagegen 39,7 Grm. C = 52 Grm. Fett zurück. Danach berechnet sich der Verbrauch des kräftigen Arbeiters bei gemischter Kost und bei Ruhe zu 137 Grm. Eiweiss, 65 Grm. Fett und 352 Grm. Kohlehydrate. Ein anderer schlecht genährter kleiner Mann von nur 53 Kgrm. Körpergewicht verbrauchte bei derselben Kost nur 137 Grm. Eiweiss und 350 Grm. Kohlehydrate, setzte also das gesammte eingeführte Fett am Körper an. Ranke, der einen fettreichen Körper besass, kam sogar mit nur 100 Grm. Eiweiss, 100 Grm. Fett und 240 Grm. Kohlehydrate (mit 15,9 Grm. N und 228,7 Grm. C) in N- und C-Gleichgewicht.

Stoffwechsel bei den Herbivoren. Bei der Ausnutzung der Nährstoffe im Darm (S. 180) haben sich die Mengen der gebildeten Excremente bei den Pflanzenfressern vielmals grösser ergeben als bei den Fleischfressern und dem Menschen. So gehen von 100 Theilen Einnahme im Durchschnitt beim Pferd und Rind 35 Th. mit dem Koth, 20 Th. durch den Harn und etwa 45 Th. durch Re- und Perspiration aus dem Organismus heraus. Die Gründe für diese schlechtere Ausnutzung der Futterstoffe im Darm der Herbivoren sind gleichfalls dort erörtert worden. Indess ergibt sich, selbst wenn man nur den resorbirten Antheil vom Futter berücksichtigt, als principieller Unterschied der Herbivoren gegenüber den Carnivoren die Thatsache, dass von den resorbirten bez. zerstörten Nährstoffen bei den Herbivoren die grössere Menge auf dem Wege der Re- und Perspiration zur Ausscheidung gelangt, und zwar vom Wasser etwa $2^1/_3$ mal so viel als durch den Harn. Auch dieses principiellen Unterschiedes zwischen Herbivoren und Carnivoren ist bereits bei den allgemeinen Verhältnissen der Harnausscheidung gedacht worden (S. 221). Alle Stoffwechseluntersuchungen, die an Pflanzenfressern ausgeführt worden sind, fussen auf der für den Carnivoren ermittelten Thatsache, dass, abgesehen vom Koth, die Zersetzungsproducte des Eiweiss in Form N-haltiger Stoffe, wie Harnstoff, Hippursäure etc. nur durch den Harn zur Ausscheidung gelangen, dass dagegen kein irgend wie beträchtlicher N-Antheil durch Lungen und Haut ausgehaucht wird. Henneberg und Stohmann haben geglaubt, diese Thatsache auch für den Herbivoren beweisen zu können. Neuere, mit allen Cautelen ausgeführte Untersuchungen zeigen indess, dass eine Ausscheidung von N-Gas, das zum Theil von den Gasen des Darmcanals herrühren mag (S. 76), durch die Respiration erfolgt, indess ist dieselbe nach Leo's Ermittlungen beim Kaninchen nur sehr gering,

beträgt nur $1/3$ bis $1/2$ Mgrm. Stickstoff pro Kilo und Stunde. Sieht man von diesem kaum wesentlichen Factor ab, so ist bisher Folgendes ermittelt. Wie schon bei der Lehre von der Inanition (S. 266) angeführt worden ist, wird im Körper der grossen Herbivoren bei absoluter Carenz pro Körperkilo nur etwa halb so viel Eiweiss zersetzt, als beim Carnivoren. Ferner kann, sehr viel stärker als bei den Carnivoren, auch durch ausschliessliche Verabreichung von Kohlehydraten oder Fett die Zersetzung von Körpereiweiss vermindert werden. Wie beim Fleischfresser steigt beim Pflanzenfresser mit Zunahme der Eiweisszufuhr auch der Eiweissumsatz, sodass nur ein kleiner Theil des mehr verfütterten Eiweiss, der indess grösser ist, als ceteris paribus beim Fleischfresser, für den Eiweissansatz übrig bleibt. Durch einseitige Vermehrung des Fettes und der Kohlehydrate wird, wie beim Carnivoren, der Eiweiss- und Fettverbrauch vermindert. Die landwirthschaftliche Praxis erzielt daher auch durch gesteigerte Zufuhr von Kohlehydraten zum Futter die besten Mästungserfolge. Indess darf ungeachtet vermehrter Verabreichung von Kohlehydraten die Eiweisszufuhr nicht unter eine bestimmte Grenze sinken; nach Henneberg darf beim Rind die Eiweisszufuhr nicht weniger als $3/4$ Grm. pro Körperkilo betragen, wenn das Rind im Gleichgewicht verharren soll („Beharrungs- oder Erhaltungsfutter"), und muss diesen Minimalwerth erheblich übersteigen, wenn die Kohlehydrate neben Fettansatz auch Fleischansatz bewirken sollen („Meliorationsfutter"). Entsprechend der viel langsameren Verdauung und Resorption dauert es beim Pflanzenfresser längere Zeit, bis der Körper sich so zu sagen auf ein bestimmtes Futter einstellt, bis es bei einem bestimmten Futter zum Gleichgewicht zwischen Einnahmen und Ausgaben kommt. Es bedarf daher bei allen Stoffwechselversuchen an Herbivoren einer etwa achttägigen Vorfütterung, ehe die Folgen der Fütterung in die Erscheinung treten.

Die Herabsetzung des Eiweissumsatzes im Hunger durch Verabreichung von Kohlehydraten (oder Fetten) erläutert folgende Zusammenstellung der Grouven'schen Versuche an Ochsen:

Futter pro Tag in Kgrm.		Körpergewicht in Kgrm.	Fleischumsatz in Grm.
—	—	463	905
3,95 Stroh	—	436	475
3,0 "	1,5 Rohrzucker	440	230
3,2 "	1,0 Traubenzucker	459	335
2,8 "	2,25 Stärke	438	370

Die Steigerung des Eiweissumsatzes mit der Eiweisszufuhr erhellt aus Versuchen von Henneberg und Stohmann am volljährigen Ochsen:

Körpergewicht Kgrm.	Resorbirtes Eiweiss Grm.	Zersetztes Eiweiss Grm.
534	375	320
532	405	345
651	560	375
651	875	625

Dass durch einseitige Vermehrung der Kohlehydrate oder Fette der Eiweissumsatz beträchtlich herabgesetzt wird, lehren Versuche von Henneberg und Stohmann, in denen (neben ca. 1300 Grm. resorbirtem Eiweiss) bei Resorption von 5900 Grm. Kohlehydraten der Eiweissumsatz 1070, der Eiweissansatz 230 Grm. betrug, dagegen bei 6500 Grm. resorbirbaren Kohlehydraten der Eiweissumsatz nur 915 Grm., der Eiweissansatz 385 Grm.; so viel der Eiweissumsatz bei gleicher Zufuhr abnimmt, nimmt der Eiweissansatz zu.

Die Vertheilung der Ausscheidungen bei einer milchenden Kuh gestaltete sich in einem von C. Voit untersuchten Fall so, dass vom Stickstoff der Nahrung 40 pCt. mit dem Koth, 40 pCt. mit dem Harn und 20 pCt. mit der Milch fortgingen. Vom Kohlenstoff der Nahrung gelangten 4 pCt. durch den Harn, 10 pCt. durch die Milch, 34 pCt. durch den Darm und 49 pCt. durch die Haut und Lungen zur Ausscheidung.

Wie für den Fleischfresser und den Menschen, erweist sich auch für den Pflanzenfresser eine gemischte, aus Eiweiss, Fett und Kohlehydraten bestehende Nahrung sowohl für die Erhaltung des Körperbestandes event. für den Ansatz von Körpersubstanz als für die normale Leistungsfähigkeit am meisten geeignet. Ein Pferd von 500 Kgrm. Körpergewicht bedarf zur ausreichenden Ernährung, als „Beharrungsfutter“ pro Tag nach E. Wolff und Kellner:

600 Grm. Eiweiss,
160 „ Fett,
3550 „ Kohlehydrate (Stärke + Cellulose)

und dazu etwa 10—20 Kgrm. Wasser. Das zweckmässige Verhältniss der N-haltigen zu den N-freien Nährstoffen ist beim Herbivoren 1 : 6—7. Auch hier kann das Fett zum Theil durch Stärke oder umgekehrt ersetzt werden, und zwar gelten 23 Theile Stärke als äquivalent 10 Theilen Fett. Aus vorstehendem Kostmaass für das Pferd lässt sich der Bedarf an Nährstoffen auch für andere Herbivoren annähernd berechnen, wenn man es auf das Körperkgrm. reducirt. Danach würden 100 Kgrm. Pflanzenfresser täglich etwa 120 Grm. Eiweiss, 35 Grm. Fett und 700 Grm. Kohlehydrate (Stärke + Cellulose) brauchen. Kleineren Herbivoren (Schafen) muss indess im Verhältniss zu ihrem Gewicht mehr Nahrung zugeführt werden, weil die Zersetzungen in ihrem Körper, wie schon bei der Grösse des Gaswechsels (S. 77), sowie beim Hungerzustand (S. 266) berührt, bei ihnen umfangreicher sind. Bei intendirter Mästung würde man die Menge der Kohlehydrate im Futter

bis auf 1200 Grm., und da erfahrungsgemäss Fettablagerung leichter in einem eiweissreichen Körper zu Stande kommt, zugleich das Futtereiweiss auf 250 Grm. erhöhen „Meliorationsfutter", bei einem milchliefernden Thiere (neben 40 Grm. Fett und 1200 Grm. Kohlehydraten) auch die Menge des Eiweiss im Futter (S. 260) auf 200—250 Grm. (für 100 Kilo Thier) vermehren müssen „Productionsfutter".

Die Omnivoren stehen in ihrem Haushalt etwa zwischen den Fleisch- und Pflanzenfressern, nähern sich aber bald mehr jenen, bald mehr diesen, je nachdem sie vorwiegend animalische oder vegetabilische Nahrung erhalten. Schweine scheiden durch den Koth 20 pCt., durch den Harn 47 pCt., durch Lungen und Haut 33 pCt. der Einnahmen aus. Werden ihnen neben einer ausreichenden Menge von verdaulichem Eiweiss reichlich Kohlehydrate gegeben, so kommt es sehr schnell zu einer umfangreichen Mästung.

Ein Beispiel hierfür liefert folgender Versuch von Meissl und Strohmer. Ein Schwein von 125 Kilo erhielt täglich 1900 Grm. Gerste mit 725 Grm. C und 29 Grm. N. Es schied durch Harn, Koth und Athmung aus 574 Grm. C und 23,6 Grm. N, somit bleiben für den Ansatz 151 Grm. C und 5,4 Grm. N. Also hat das Schwein täglich 88 Grm. Eiweiss und 500 Grm. Fett umgesetzt und dabei 34 Grm. Eiweiss und 174 Grm. Fett angesetzt.

Neben einem an Eiweiss und Kohlehydraten reichen Futter erweisen sich noch als die Mästung begünstigende Momente: absolute Körperruhe, feuchtwarme Luft, Darniederliegen des Geschlechtstriebes; zu letzterem Zwecke werden die zur Mästung bestimmten Thiere, insbesondere Schweine, operativ ihrer Keimdrüsen (Hoden resp. Eierstöcke) beraubt. Ochsen können in wenigen Monaten Fett bis zu $^1/_7$, Hammel bis zu $^2/_5$, Schweine bis zu $^1/_2$ ihres Lebendgewichtes ansetzen. Nach Lawes und Gilbert enthält der Körper des mageren Hammels insgesammt 39 pCt. Trockensubstanz und darin 20 pCt. Fett; der fette Hammel 54 pCt. Trockensubstanz und darin 37 pCt. Fett; das fette Schwein bei 57 pCt. Trockensubstanz sogar 44 pCt. Fett. Am geeignetsten für die Mast sind vollsäftige erwachsene Thiere. Ausser im Unterhautbindegewebe lagert sich bei der Mästung das Fett besonders reichlich in der Bauchhöhle und um die Nieren sowie im intermusculären Bindegewebe ab.

Bedeutung des Wassers. Durch Lungen, Haut und Nieren erleiden die Thiere ständige, recht beträchtliche Verluste an Wasser, die für den Menschen bei Erhaltungskost und Ruhe im Mittel 2 Kgrm. oder 3 pCt. des Körpergewichtes (Tabelle S. 271), bei Arbeitsleistung reichlich das $1^1/_2$fache betragen (Tabelle S. 277). Es gehört daher das Wasser zu den bedeutungsvollsten Nährstoffen. Wird Wasser in reichlicherem Maasse, als zur Deckung des Verlustes erforderlich, aufgenommen, so wird der Ueberschuss in erster Linie durch die Nieren wieder entfernt und mit dieser reichlicheren Harnentleerung geht beim Menschen, bei den Carnivoren und Herbivoren auch eine vermehrte N-Ausscheidung Hand in Hand, die meist nicht sehr beträchtlich ist, nur 3—5 pCt. beträgt (S. 236) und nur dann auf 10 pCt. und darüber ansteigt, wenn die Harnmenge drei- bis sechsmal so gross wird als in der Norm. Durch

den reichlichen Wasserstrom wird der in den Geweben angehäufte Harnstoff ausgespült, sodann aber auch der Eiweisszerfall ein wenig gesteigert. Nach neueren Beobachtungen von Oertel ist die Wasserzufuhr beim Menschen auch von Bedeutung für die Ablagerung und den Schwund des Körperfettes. Wird der Gehalt des Körpers an Flüssigkeit, sei es durch vermehrte Abgabe von Wasser durch Haut und Lungen bezw. Nieren, oder durch Herabsetzung der Aufnahme von Wasser oder noch besser durch beides verringert, so erfolgt ein allmäliger Schwund des am Körper abgelagerten Fettes. Eine ausreichende Erklärung für diese Erfahrungsthatsache ist noch nicht geliefert.

Bedeutung der Mineralstoffe für die Ernährung. Ein Gemisch aus Wasser, Eiweiss, Fett und Kohlehydraten ist indess, selbst wenn die einzelnen Nährstoffe sich im geeigneten Verhältniss zu einander befinden und ihre Menge für den Bedarf genügt, noch keine Nahrung, d. h. vermag für sich noch nicht das Leben zu unterhalten; zur Deckung der durch die Ausscheidungen gesetzten ständigen Verluste und zum Aufbau organisirten Gewebes bedarf der thierische Körper neben den eigentlichen Nährstoffen noch der Zufuhr anorganischer Salze (Salina), der sog. Nährsalze, hauptsächlich der Verbindungen von Natron, Kali und Kalk mit Chlor und Phosphorsäure (S. 118), auch Magnesium und etwas Eisen. Chlornatrium bildet den Hauptbestandtheil in der Asche aller thierischen Säfte und findet sich auch, aber viel spärlicher, in den Geweben. Durch den Harn gelangen beim Menschen etwa 13 Grm., beim Pferd rund 25 Grm., bei einem grossen Hund etwa 2 Grm. Chlornatrium täglich zur Ausscheidung, ebenso findet es sich im Schweiss, in den Thränen etc. Diese Verluste müssen durch Zufuhr von Chlornatrium mit der Nahrung gedeckt werden. Bei Salzhunger wird zuerst noch ziemlich viel, vom dritten oder vierten Tage ab nur wenig Salz ausgeschieden, indem die Gewebe, wenn ihr Salzgehalt unter eine bestimmte Grenze gesunken ist, nunmehr mit Zähigkeit ihre Salze zurückhalten. Wird nach mehrtägigem Salzhunger wieder Chlornatrium zugeführt, so halten die Gewebe das Salz so lange zurück, bis sie auf ihren früheren Salzgehalt gelangt sind, und erst dann steigt die Salzausfuhr entsprechend der Salzeinfuhr an (S. 227). Im Ueberschuss aufgenommenes Salz wird schnell durch den Harn ausgeschieden; gleichzeitig beobachtet man eine um ein Geringes vermehrte N-Ausscheidung durch den Harn. Der Kalisalze, und zwar des Chlorkalium und des phosphorsauren Kalium bedarf nach Kemmerich der Organismus zu seinem Wachsthum, insbesondere zum Ansatz des an Kali reichen Fleiches (S. 280). Ein bei sonst ausreichender Ernährung im Stickstoffgleichgewicht befindlicher Hund geht, wie Forster gezeigt hat, nach 4—5 Wochen zu Grunde, sobald die Zufuhr von Salzen: Kali, Natron, Kalk in Verbindung mit Chlor und Phosphorsäure längere Zeit ganz unterbrochen wird oder auch nur unter eine gewisse Grenze sinkt. Bei dem an Salz-

oder Aschenhunger verendeten Hund hatte die Asche der Organe: vom Blut um $^3/_{10}$, vom Muskel um $^1/_{16}$ abgenommen; der stärkste Verlust an Phosphorsäure traf auf die Knochen.

Der Phosphate, insbesondere des Calciumphosphats, in geringerem Maasse des Magnesiumphosphats bedarf der Organismus zum Aufbau seines Knochengerüstes; des Eisens, wenn auch nur einer winzigen Menge zur Bildung des Haemoglobins (S. 16) der rothen Blutkörper.

Entzieht man der Nahrung die Phosphate des Kalks, so bilden sich Knochenerkrankungen aus, wie die Versuche von Haubner, E. Voit u. A. lehren. Und zwar bleibt bei jungen, rasch wachsenden Thieren mangels der Ablagerung von Kalk die normale Verknöcherung des wachsenden Skelets aus, an dem weiterhin die Muskelbewegungen secundär Verbiegungen und Brüche hervorbringen; man bezeichnet diesen Process als Rhachitis. Bei ausgewachsenen Thieren entsteht dagegen bei Kalkentziehung einfache Knochenverdünnung oder -Schwund, Osteoporose. Giebt man Rindern ein Futter, das wenig Kalk enthält, z. B. Rüben, oder die beim Branntweinbrennen als Rückstand bleibende Schlempe (S. 287), so werden mangels Zufuhr der erforderlichen Kalkmenge die Knochen dünn, können dann das Gewicht des Körpers nicht mehr tragen, und so kommt es leicht zu Knochenbrüchen. Erhält dagegen das Vieh reichlich Klee und Heu, die viel Kalksalze enthalten, so tritt jene Knochenkrankheit nicht auf. Es ist bemerkenswerth, dass sich in der Milchasche (S. 257) verhältnissmässig viel Calciumphosphat zum Aufbau des Skelets des jungen Thieres findet.

Glücklicherweise braucht in den meisten Fällen für Zufuhr der einzelnen Aschebestandtheile nicht eigens Sorge getragen zu werden, weil, wie die Erfahrung lehrt, in der dem Pflanzen- und Thierreich entlehnten, sog. gemischten Kost des Menschen, welche den Bedarf an Eiweiss und Fett deckt, für gewöhnlich genügend Mineralstoffe, häufig sogar ein Ueberschuss davon vorhanden ist.

Der Einfluss der sog. Genussmittel, wie Gewürze (Condimenta, so Kochsalz, Pfeffer, Senf, Zwiebel u. A.), Fleischbrühe, Kaffee, Thee, alcoholischen Getränke (Wein, Branntwein, Bier), Säuren (Essig, Citronensäure), ätherischen Oele der Pflanzen (Zimmt, Kümmel, Vanille u. A.) auf den Stoffwechsel ist darin zu suchen, dass diese Stoffe, die weder Nährstoffe noch an sich für den Körper erforderlich sind, durch Einwirkung auf die Geruchs- und Geschmacksnerven bald die Secretion der Verdauungssäfte, bald die Herzthätigkeit, bald endlich das Centralnervensystem anregen und dadurch theils die Verdauung und Resorption befördern, theils eine vorübergehend erhöhte Leistungsfähigkeit oder wenigstens ein gesteigertes Kraftgefühl bewirken. Von diesen Stoffen treten einige unverändert mit dem Harn heraus.

Der Einfluss der Arbeit auf den Stoffwechsel kann erst bei der Frage nach den Zersetzungsvorgängen im thätigen Muskel eingehender besprochen werden. Hier sei nur die Thatsache angeführt, dass der infolge von Arbeitsleistung gesteigerte

Stoffverbrauch im Körper in erster Linie die stickstofffreien Stoffe trifft; bei der Muskelthätigkeit werden die Kohlehydrate des Muskels und Körperfett verbraucht und erst nach deren Verbrauch resp. bei fettarmem Organismus die eigentliche Muskelsubstanz angegriffen. Bei dem nämlichen Arbeiter von 70 Kilo Körpergewicht (S. 270) fanden Pettenkofer und C. Voit, als er bei derselben gemischten Kost kräftig arbeitete, Folgendes.

Er nahm wie bei Ruhe auf, insgesammt:

137 Grm.	Eiweiss	mit 19,5 Grm. N
117 „	Fett	und 315,5 „ C
352 „	Kohlehydrate	
2266 „	Wasser	

und schied aus:

mit dem Harn	17,4 Grm. N,	12,6 Grm. C,	1194 Grm. Wasser,
„ „ Koth	2,1 „ „	14,5 „ „	94 „ „
„ der Respiration	— „ „	309,2 „ „	1412 „ „
im Ganzen	19,5 Grm. N,	336,3 Grm. C,	2700 Grm. Wasser.

Demnach befand sich der Körper im N-Gleichgewicht, gab 434 Grm. Wasser ab und ebenso 20,8 Grm. C = 28 Grm. Fett. Es wurden mithin bei starker Arbeit verbraucht: 137 Grm. Eiweiss, 145 Grm. Fett, 352 Grm. Kohlehydrate, also 80 Grm. Fett oder über das Doppelte mehr als bei Ruhe. Ausserdem ist die Wasserausscheidung durch Haut und Lungen um 70 pCt. grösser als bei Körperruhe. Dagegen hat die N-Ausscheidung keine Steigerung erfahren. Wenn somit auch Arbeit und Eiweissverbrauch an sich in keiner directen Beziehung stehen, so bedarf es doch zur Anbildung und Erhaltung der die Arbeit leistenden eiweissreichen Muskelsubstanz einer reichlicheren Eiweisszufuhr als beim ruhenden oder nur leicht arbeitenden Menschen.

Die Zunahme des Kohlenstoff- oder Fettverbrauches infolge der Arbeitsleistung wird am besten durch Steigerung des Fettes oder der Kohlehydrate in der Nahrung gedeckt. Als Kostration des Menschen bei angestrengter schwerer Arbeit sind zu fordern: 120 bis 130 Grm. Eiweiss, 100 Grm. Fett und 500 Grm. Kohlehydrate. Zur Ausführung mässiger und mittlerer Arbeit brauchen Ochsen nur Erhaltungsfutter, auf 100 Kilo Lebendgewicht etwa 120 Grm. Eiweiss, 35 Grm. Fett und 700 bis 800 Grm. Kohlehydrate, bei schwerer Arbeit 180 bis 200 Grm. Eiweiss, 50 Grm. Fett und 1200 Grm. Kohlehydrate. Auch für das Pferd genügt bei mittlerer Arbeit das obige Erhaltungsfutter, bei schwerer Arbeit müssen ihm 180 Grm. Eiweiss, 60 Grm. Fett und 1000 Grm. Kohlehydrate gegeben werden. Für den Carnivoren hat Pflueger bewiesen, dass, wenn ein Hund sich mit Eiweissfutter (fettarmes Fleisch) bei Ruhe im Gleichgewicht befindet, durch entsprechende, ausschliessliche Eiweisszulage auch bei schwerer Arbeit der stoffliche Mehrbedarf gedeckt werden kann.

Einfluss der Temperatur der Luft auf den Stoffverbrauch. Nach den Untersuchungen von Ludwig, Pflueger, Zuntz u. A. ist, zumal bei kleinen Thieren, bei kalter Aussenluft die CO_2-Ausscheidung gesteigert (S. 79), also der Fettverbrauch grösser, dagegen bei warmer Umgebungstemperatur, entsprechend der ein wenig verminderten CO_2-Ausscheidung, der Fettverbrauch eher kleiner; der Eiweissumsatz ist in beiden Fällen unverändert. Man muss sich nach Zuntz vorstellen, dass die Erregung der sensiblen Nervenendigungen in der Haut durch die Kälte reflectorisch, d. h. durch Vermittlung des Rückenmarks in den Muskeln eine stärkere chemische Umsetzung anregt, sodass mehr kohlenstoffhaltige Substanzen zersetzt werden; es ist dies der sog. chemische Reflextonus, auf den erst bei der Physiologie des Rückenmarks näher eingegangen werden soll. Daher ist im kalten Klima der Bedarf an C-reichen Nährstoffen (Fette, Kohlehydrate) grösser als im gemässigten Klima bei mittlerer Temperatur. Der geringere Fettbedarf bei warmer Aussenluft macht auch im Sommer weniger Nahrung, speciell weniger Fette und Kohlehydrate erforderlich als im Winter. Nach Senator, Speck und A. Loewy ist indess beim Menschen eine Zunahme des Stoff(Fett-)-verbrauches bei niederer Umgebungstemperatur nur durch die will- und unwillkürlichen Muskelbewegungen und -Spannungen (Zittern etc.) bedingt und bleibt daher aus, wenn letztere durch den Willen unterdrückt werden können.

Der Einfluss des Geschlechtslebens auf den Stoffverbrauch zeigt sich nach den Untersuchungen von Hagemann an Hündinnen darin, dass während der Brunst und in der ersten Hälfte der Trächtigkeit ein erhöhter Eiweissumsatz besteht; dagegen wird im weiteren Verlaufe der Trächtigkeit zum Wachsthum des Uterus und der Brustdrüsen, sowie zur Organbildung des Fötus Eiweiss im Körper zurückbehalten, besonders stark in der letzten Woche, desgleichen nach dem Wurf für die Milchbildung.

9. Die Nahrungsmittel.

Durch die Nährstoffe: Wasser, anorganische Salze, Eiweiss, Fett bez. Kohlehydrate erfolgt der Ersatz der bei den ständig ablaufenden chemischen Umsetzungen zu Verlust gehenden Körperbestandtheile. Dass der Organisnus keinen dieser Nährstoffe für längere Zeit entbehren kann, dass er, wenn die Zufuhr auch nur eines derselben für längere Zeit unterbleibt, unfehlbar zu Grunde geht, ist oben ausgeführt worden (S. 114). Nur in seltenen Fällen nehmen indess die Thiere die Nährstoffe als solche zu sich, sondern meist in Form der Nahrungsmittel. Unter Nahrungsmittel versteht man einen in der Natur vorkommenden oder technisch hergestellten Complex von allerlei Nährstoffen (S. 115). Die besten Nahrungsmittel werden nun diejenigen sein, welche sowohl Eiweiss-

stoffe, als Fette, als Kohlehydrate und Salze enthalten. Solche Nahrungsmittel finden sich im Thier- wie im Pflanzenreich; man bezeichnet jene als animalische, diese als vegetabilische Nahrungsmittel. Zu ersteren gehören namentlich Milch, Fleisch, Eier; zu letzteren die Getreidekörner (Cerealien), die Hülsenfrüchte, die Kartoffeln, die Gemüse und die Futterkräuter. Der Werth dieser Nahrungsmittel hängt einmal ab von ihrem absoluten Gehalt an Nährstoffen und dem relativen Verhältniss der einzelnen Nährstoffe, insbesondere der N-haltigen und N-losen zu einander, ferner von der Verdaulichkeit der darin enthaltenen Nährstoffe, d. h. von dem Grad, in welchem die einzelnen Nährstoffe im Darm ausgenutzt werden. Letzteres Moment allein erklärt es, weshalb dasselbe Nahrungsmittel für die Carni- und Omnivoren nur geringwerthig, für den Herbivoren dagegen sehr schätzbar ist, wie die unenthülsten Getreidekörner, und umgekehrt das Fleisch ein vorzügliches Nahrungsmittel für Carnivoren und den Menschen ist, ein schlechtes für den Herbivoren, endlich Gras, Heu und Stroh für diese ein werthvolles, für jene ein, weil absolut unverdauliches, nicht nur werthloses, sondern die Verdauung der anderen Nährstoffe störendes Futtermittel ist. Bezüglich der Verdaulichkeit der wesentlichsten Nahrungs- und Futtermittel sei auf das verwiesen, was oben über die Ausnutzung der Nahrungs- und Futtermittel im Darm beigebracht worden ist (S. 180).

Animalische Nahrungsmittel. Unter ihnen steht obenan die Milch. Die Kuhmilch enthält im Durchschnitt (S. 257) in 100 Th.: 87,5 Th. Wasser, 3,5 Th. Eiweiss, 3,7 Th. Fett, 4,8 Th. Zucker und 0,7 Th. Asche. In der Asche findet sich vorwiegend Kaliumphosphat, Calciumphosphat und Chlorkalium, wenig Chlornatrium, ausserdem constant etwas Eisenoxyd. Die Milch ist nicht allein ein Nahrungsmittel, indem sie alle Nährstoffe und diese in der für die Ernährung günstigen Mischung enthält, sie ist, wie schon W. Prout hervorgehoben hat, eine Nahrung, insofern man darunter ein Gemisch von Nährstoffen, Nahrungsmitteln und Genussstoffen versteht, das den Bestand des Körpers völlig erhalten kann. Alle Säugethiere nehmen in der ersten Zeit ihres extrauterinen Lebens nur Milch zu sich und erhalten sich damit nicht nur auf ihrem Bestand, sondern wachsen dabei schneller als je in späteren Zeiten. Der Erwachsene dagegen kann selbst mit $2^1/_2$—3 Liter Milch pro Tag sich kaum auf Stickstoff- und Körpergleichgewicht erhalten. Die Butter, welche aus dem Rahm der Milch gewonnen wird (S. 255), ist ein werthvoller Nährstoff, da sie zu 82—90 pCt. aus den Milchfetten (nebst 7—15 pCt. Wasser und $^3/_4$ pCt. Eiweiss) besteht. Die nach dem Buttern zurückbleibende Milch, die sog. Buttermilch, ist ein gegenüber der Milch um so geringerwerthiges Nahrungsmittel, je mehr Fett ihr bei der Butterbereitung entzogen worden ist; da sie indess das gesammte Casein, den Zucker und die Salze der Milch enthält, ist sie ein werthvoller Zusatz zu eiweissarmen Nahrungsmitteln. Der Käse besteht aus dem,

sei es durch die spontane saure Gährung oder durch Hinzufügen von Labsaft (S. 137) ausgefällten Casein und Fett der Milch; an sich ein werthvolles Nahrungsmittel, insofern er rund 30 pCt. Eiweiss und 7—30 pCt. Fett, beide in gut resorbirbarer Form enthält, ist er vorzüglich geeignet, beim Zusatz zu eiweiss- und fettarmen Nahrungsmitteln, wie wir solchen in den Vegetabilien noch begegnen werden (Reis, Kartoffeln), diese zu einer für den Bedarf des Organismus ausreichenden Nahrung zu ergänzen. Die vom Fett und Casein befreite Milch, die sog. Molken haben einen gewissen Nährwerth, insofern sie den gesammten Zucker und den grössten Theil der Milchsalze (insbesondere das Kalium- und Calciumphosphat der Milch) enthalten; als Zucker, Salze und häufig Säuren (Milchsäure) enthaltende wässrige Lösung regen sie die Darmperistaltik an und wirken gelinde abführend.

Fleisch. Das was man im gewöhnlichen Leben „Fleisch" nennt, sind die Muskeln der Schlachtthiere (Wiederkäuer, einzelne Nager und Dickhäuter), sowie der Vögel und Fische; doch rechnet man auch die Weichthiere (Leber, Niere, Milz, Lunge) hierher. Das gewöhnliche fettarme Fleisch enthält im Durchschnitt 75 pCt. Wasser und 25 pCt. feste Stoffe; von letzteren sind 19 pCt. Eiweiss, 1,5 pCt. leimgebende Substanz, 1,5 pCt. Fett, $^1/_4$—1 pCt. Kohlehydrate (Glycogen, Zucker) und 1,3 pCt. Asche. Die letztere enthält zu $^3/_4$ saures phosphorsaures Kali, ferner Erdphosphate zu $^1/_{13}$, Chloralkalien zu $^1/_{15}$ und endlich Eisenoxyd zu $^1/_{100}$.

In 100 Theilen Fleisch:	Rind	Kalb	Schwein	Pferd	Huhn	Hecht
Wasser	76,7	75,6	72,6	74,3	70,8	79,3
Feste Stoffe . .	23,3	24,4	27,4	25,7	29,2	20,7
Eiweiss + Glutin	20,0	19,4	19,9	21,6	22,7	18,3
Fett	1,5	2,9	6,2	2,1	4,1	0,7
Kohlehydrate .	0,6	0,8	0,6	1,0	1,3	0,9
Salze	1,2	1,3	1,1	1,0	1,1	0,8

Das Fleisch zeichnet sich durch seinen grossen Eiweissgehalt aus, der den der Milch um mehr als das Vierfache übertrifft. Am eiweissreichsten ist das Fleisch der Vögel, dann folgt das der Säugethiere; das Fischfleisch ist etwas ärmer, enthält aber fast noch 18 pCt. Eiweiss. Eine Nahrung bildet das Fleisch nur für den Carnivoren (S. 268), aber auch dieser muss, um seinen Bedarf an Kohlenstoff zu decken, sehr grosse Mengen davon verzehren, wodurch wiederum der Eiweisszerfall enorm gesteigert wird (S. 267). Gibt man aber neben Fleisch noch Fett oder Kohlehydrate, so lässt sich eine ausreichende Ernährung schon mit viel geringeren Fleischmengen erreichen (S. 268). Für den Menschen ist eine gemischte Kost, also eine aus Fleisch und Fett resp. Kohlehydraten bestehende Nahrung als besonders zweckmässig befunden worden (S. 270), für ihn ist daher Fleisch erst mit einer

Beigabe von Fett oder Kohlehydraten eine Nahrung. Dass das zubereitete, gekochte oder gebratene Fleisch am besten der Magenverdauung unterliegt, haben wir schon gesehen (S. 142). Rohes Fleisch wird, wenn es nur genügend fein zerkleinert ist, sodass es den Verdauungssäften eine möglichst grosse Oberfläche darbietet, also in Form des fein gehackten oder gewiegten Fleisches im Darm des gesunden Menschen fast vollständig ausgenutzt; nur läuft man beim Genuss rohen Fleisches Gefahr, die nicht selten darin vorkommenden Entozoën (Trichinen, Bandwurmfinnen) mit in den Körper einzuführen; erst durch längeres Kochen werden die Entozoën sicher getödtet. Die Zubereitung des Fleisches, wie sie in der Küche üblich ist, kann auf verschiedene Weise erfolgen. Bringt man Fleisch in kaltes Wasser, so gehen in Lösung ein Theil der anorganischen Salze, das zu etwa 3 pCt. darin vorhandene lösliche Eiweiss (Serumalbumin) und die Extractivstoffe des Fleisches, welch letztere etwa zu 1 pCt. sich im Fleische finden, so Kreatin, Xanthin, Hypoxanthin und die sog. Phosphorfleischsäure, ausserdem die im Schlachtfleisch vorkommende Milchsäure. Schon bei 45° gerinnt ein kleiner, bei 70° der bei weitem grössere Theil des löslichen Eiweiss und des Haemoglobin und gibt ein braunes schaumiges Gerinnsel, das dann meistens abgeschöpft wird; der dadurch bedingte Verlust an Nährwerth ist indess kaum in Anschlag zu bringen. In dem Maasse als das Wasser heisser wird, löst sich darin aus dem Bindegewebe Leim auf, weiterhin gerinnen unter der Einwirkung des heissen Wassers die oberflächlichen Eiweissschichten des Fleisches und verwehren so dem Muskelsafte den weiteren Austritt. Das ausgekochte, wenn auch etwas zähe und derbfaserige Fleisch hat noch einen nicht unbedeutenden Nährwerth, da es noch $^{7}/_{8}$ vom Eiweiss und einen kleinen Theil der Fleischsalze enthält; auch wird es im Darm fast vollständig verdaut; unter Zusatz von Fett und Salzen einer hohen Temperatur ausgesetzt, wird es wieder zu einem fast ebenso werthvollen Nahrungsmittel, wie das unausgekochte Fleisch. Bringt man Fleisch in siedendes Wasser, so gerinnt es auf der Oberfläche und lässt nur wenig Muskelsaft austreten. Will man dem Fleisch seine Nährstoffe vollständig erhalten, so brät man es, d. h. man setzt es möglichst rasch und in grossen Stücken ohne Zusatz von Wasser, vortheilhaft unter Beigabe von Fett, einer hohen Temperatur aus; durch die Einwirkung der hohen Temperatur erfolgt sehr schnell eine Gerinnung des Eiweiss an der Oberfläche, weiter wird der rothe Farbstoff (Blutfarbstoff) zersetzt, das Fleisch bräunt sich; zugleich entstehen dabei eine Anzahl scharf schmeckender und riechender Stoffe, welche der Bratenkruste Würze verleihen.

Um Fleisch für längere Zeit zu conserviren, wird es mit Kochsalz (und etwas Salpeter) reichlich versetzt „eingepökelt"; starke Salzlösungen verhindern die Fäulniss. Durch das Einsalzen verliert das Fleisch an Nährwerth, indem ein Theil des Fleischsaftes in die Salzlake übergeht. Beim Räuchern wird das Fleisch durch die hohe Temperatur oberflächlich coagu-

lirt und zugleich mit den im Rauch enthaltenen Stoffen imprägnirt, von denen einige wie das Kreosot und brenzliche Oele energisch fäulnisswidrig wirken.

Die Fleischbrühe, durch Kochen des Fleisches mit Wasser hergestellt, reagirt sauer und enthält ausser den Extractivstoffen des Fleisches: Kreatin, Xanthin, Hypoxanthin, Phosphorfleisch- und Milchsäure, sowie den löslichen Salzen ($^4/_5$ der gesammten Fleischsalze), insbesondere saurem phosphorsaurem Kali und Chlorkalium noch einen je nach der Menge des Bindegewebes im Fleisch variirenden Gehalt an Leim, der im Kalbfleisch am grössten ist, etwas Fett in Gestalt der auf der sauren Flüssigkeit schwimmenden Fettaugen und einige nicht näher gekannte riechende und schmeckende Stoffe. Eine gute Fleischbrühe soll 2 pCt. aufgelöster Stoffe und davon $^3/_4$ an organischen Substanzen enthalten. Der Nährwerth der so hergestellten Fleischbrühe ist, da sie weder Eiweissstoffe noch Fette noch Kohlehydrate in beachtenswerther Menge enthält, hauptsächlich in ihrem Gehalt an Nährsalzen, insbesondere denjenigen, welche sich in den Geweben und in den Blutkörperchen vorfinden, den Kalisalzen in Verbindung mit Phosphorsäure zu suchen. Die Fleischbrühe kann daher dem Körper, wenn er im Laufe der Krankheit an Salzen verarmt ist, die zu Verlust gegangenen Salze ersetzen. Ausserdem ist sie infolge ihres Gehaltes an Extractivstoffen und Kalisalzen ein Genussmittel, insofern durch Erregung der Geschmacks- und Geruchsnerven die Abscheidung der Verdauungssäfte, sowie die Herz- und Nerventhätigkeit angeregt wird (S. 276).

Das fabrikmässig dargestellte Fleischextract Liebig's, aus dem durch Verdünnen mit Wasser schnell eine Fleischbrühe hergestellt oder durch dessen Zusatz zu einer Fleischbrühe diese kräftiger gemacht werden kann, enthält im Durchschnitt 22 pCt. Wasser und 78 pCt. festen Rückstand; von letzterem sind 61 pCt. organische Stoffe (darunter nach Kemmerich auch Albumosen und Glycogen) und 17 pCt. anorganische Salze.

Brüht man, wie dies in England geschieht, das Fleisch nur mit Wasser von 50—60° C., so geht ein beträchtlicher Theil der Eiweisskörper, deren Gerinnung erst bei 75° C. erfolgt, wie das Serumalbumin in Lösung, und dann hat diese Bouillon, der beef-thea, wie man sie nennt, auch einen viel grösseren Nährwerth, da sie gewöhnliche Fleischbrühe + einem Theil des Eiweiss ist.

Die Eier der Vögel, insbesondere der Hühner sind sehr geschätzte und beliebte Nahrungsmittel; des Genaueren werden wir sie bei der Lehre von der Zeugung betrachten. Sieht man von der Schale ab, die fast nur aus kohlensaurem Kalk besteht, so enthalten 100 Grm. Eisubstanz 73,7 pCt. Wasser und 26,3 pCt. feste Stoffe. Von letzterem sind Eiweissstoffe (Eieralbumin, Vitellin und N-haltige Extractivstoffe) 12,6 pCt., Fette (Palmitin und Olein, ferner Lecithin und Cholesterin) 12,1 pCt., etwas Traubenzucker und 1 pCt. Asche (phosphorsaures Kali, Chlornatrium, etwas

Eisenoxyd). Aus dieser ihrer Zusammensetzung erhellt ihr grosser Nährwerth zur Genüge, um so mehr, als ihr Eiweiss und ihr Fett im Darm des gesunden Menschen bis auf wenige Procent zur Ausnutzung gelangt (S. 180). In Bezug auf den Nährwerth kommt nach C. Voit ein Ei etwa 40 Grm. fettem Fleisch gleich, sodass mit 18 Eiern pro Tag der Eiweissbedarf eines erwachsenen Menschen gedeckt wird; an verdaulichem Eiweiss und Fett enthält ein Ei etwa ebenso viel als 150 Grm. Kuhmilch. Hart gekochte Eier werden vom Magensaft (S. 136) leicht angegriffen, vorausgesetzt, dass sie, genügend klein geschnitten, den Verdauungssäften eine grosse Oberfläche darbieten. Noch leichter verdaulich sind weich gekochte Eier. Auch rohe Eier werden vom gesunden Magen zumeist gut ertragen, noch besser, wenn man sie durch Eintropfen in heisses Wasser oder heisse Fleischbrühe zur flockigen Gerinnung bringt.

Die vegetabilischen Nahrungsmittel unterscheiden sich, worauf schon wiederholt hingewiesen worden ist, einmal dadurch, dass sie die stickstofflosen Nährstoffe, hauptsächlich Kohlehydrate ausserordentlich reichlich enthalten, dass die Nährstoffe ferner in von den Verdauungssäften schwer oder gar nicht angreifbaren Cellulosekapseln eingeschlossen sind und dass endlich neben den Nährstoffen sich eine bald mehr oder weniger beträchtliche Menge von Unverdaulichem darin vorfindet, welche die Arbeit des Darmcanals erschwert oder verzögert. Es sind daher bei ausreichender Pflanzenkost beim Menschen wie bei Thieren die Kothmengen weit grösser als bei ausreichender Fleischkost; die pflanzliche Nahrung wird schlechter im Darmcanal ausgenutzt.

Die Pflanzeneiweisse scheinen sich nach Hoppe-Seyler's und Weyl's Untersuchungen von den thierischen Albuminstoffen nicht wesentlich zu unterscheiden. Es kommen in den Pflanzen vor: einmal in Wasser lösliche, in der Siedehitze gerinnende native Eiweissstoffe, Albumine, ferner Globuline (S. 12), welche, in Wasser unlöslich, in Salzlösungen löslich sind und Kleber, Legumin, Conglutin u. A. benannt worden sind. Ausserdem scheint noch eine spontan gerinnende Eiweissart vorzukommen, die deshalb Pflanzenfibrin heisst.

Die Hauptgruppen der pflanzlichen Nahrungsmittel sind: die Samen der Getreidearten oder Cerealien, die Hülsenfrüchte oder Leguminosen, die Gemüsearten und die Kartoffeln, endlich die Futtermittel: Heu, Gras und Stroh.

Die Cerealien: Weizen, Roggen, Gerste, Hafer, Mais, Reis und Hirse sind, soweit die Geschichte reicht, als werthvolle Nahrungs- und Futtermittel verwendet worden. Ihre chemische Zusammensetzung weist nicht unbeträchtliche Schwankungen auf, die theils durch die Cultur, theils durch die klimatischen und Bodenverhältnisse bedingt sind. Nachfolgende Tabelle gibt ihre durchschnittliche Zusammensetzung (nach J. König):

In 100 Theilen:	Weizen	Roggen	Gerste	Hafer	Reis (Kochreis)	Mais	Hirse
Wasser	13,6	15,1	13,8	12,4	13,7	13,1	11,0
Eiweiss	12,4	11,5	11,1	10,4	6,3	9,9	10,8
Fett	1,8	1,8	2,2	5,2	0,9	4,6	5,5
Kohlehydrate . . .	67,9	67,8	64,9	57,8	77,5	68,4	66,8
Rohfaser (Cellulose) .	2,5	2,0	5,3	11,2	0,6	2,5	2,6
Asche	1,8	1,8	2,7	3,0	1,0	1,5	2,4

Die Getreidekörner haben eine äussere, aus Cellulose bestehende Fruchthülle. Um die Verdaulichkeit des Inhaltes zu erleichtern, wird künstlich durch das Mahlen die Cellulosenkapsel gesprengt und zugleich der Inhalt in ein feines Pulver verwandelt, das man Mehl nennt. Das Mehl enthält 10—14 pCt. Eiweiss und 65—70 pCt. Kohlehydrate. Beim Sprengen der aus Cellulose und Kieselerde bestehenden Kapsel bleibt an deren Innenfläche eine bald dickere bald dünnere Schicht des eigentlichen Korns haften, sodass die vom Mehl getrennte Hülle einen wechselnden Gehalt an Eiweiss und Stärke enthält und als Kleie zum Viehfutter benutzt wird.

Weizenkleie enthält im Durchschnitt 13,5 pCt. Eiweiss, 2,5 pCt. Fett, 31,6 pCt. Kohlehydrate, 30,8 pCt. Rohfasser; Kleie eignet sich infolge ihres erheblichen und reichlichen Kohlehydratgehaltes als Milch- und Mastfutterstoff (S. 273) für Rinder und Schafe.

Die Bereitung des Brodes beruht im Wesentlichen darauf, dass das Mehl, in der Regel Weizen- oder Roggenmehl, mit Wasser zu einem dicken Brei, dem Teig angerührt und, mit Hefe versetzt, bei mittlerer Temperatur (ca. 30° C.) der Gährung überlassen wird. Ein Theil des Stärkemehls wird durch ein im Brodmehl enthaltenes, diastatisches Ferment „Cerealin“ in Dextrin und Zucker (Maltose) übergeführt; der Zucker zerfällt weiterhin in Alcohol und Kohlensäure (S. 121), welch’ letztere in Gasform zu entweichen strebend den zähen Teig lockert und blasig auftreibt. Der weiteren Gährung wird dadurch ein Ende gemacht, dass der Teig einer hohen Temperatur ausgesetzt, gebacken wird. Dabei dehnen sich die im Teig enthaltenen Gasblasen (Kohlensäure, Alcohol) durch die Hitze noch mehr aus und geben dem Brod jene lockere Beschaffenheit, vermöge deren es leichter von den Verdauungssäften imbibirt und angegriffen wird. Zugleich wird durch die hohe Temperatur die Rindenschicht des Teiges unter Wasserverlust und theilweiser Zersetzung in eine braune Kruste verwandelt, die sehr dextrinreich ist und ihren würzigen Geschmack den gebildeten Zersetzungsproducten, Caramel (Röstzucker) verdankt. Der Nährwerth des Brodes hängt ab einmal von seiner Verdaulichkeit, seiner Ausnutzung im Darm (S. 180), sodann von seinem Gehalt an Eiweiss

und Stärke, etwaigen Beimengungen der Rohfaserhülle u. A. Weizenbrod (Weissbrod) wird im Darm besser ausgenützt als Roggenbrod (Schwarzbrod). Weissbrod enthält im Mittel (in 65 Th. Trockensubstanz) 7,5 Th. Eiweiss, 1 Th. Fett, 55 Th. Kohlehydrate; Schwarzbrod (in nur 60 Th. Trockensubstanz) 7 Th. Eiweiss, 0,5 Th. Fett, 50 Th. Kohlehydrate. Ein erwachsener Mensch würde, wollte er sich allein von Brod ernähren, 1,5 Kgrm. Brod brauchen, nur um seinen Eiweissbedarf zu decken. Eine gute gemischte Kost, welche sowohl den Eiweiss- als den Kohlenstoffbedarf des Menschen bei Ruhe oder leichter Arbeit deckt und den Darm nicht übermässig belastet, bildet die Combination von 350 Grm. Fleisch, 600 Grm. Brod und 100 Grm. Butter (darin sind 110 Grm. Eiweiss, 100 Grm. Fett, 300 Grm. Kohlehydrate).

Die aus dem ganzen Roggenkorn (Mehl und Kleie) hergestellten sogenannten Schrotbrode (Pumpernickel, Commis- oder Soldatenbrode) enthalten neben $7^1/_2$ pCt. Eiweiss und 45—49 pCt. Kohlehydraten noch 1—1,5 pCt. Rohfaser (Cellulose). Infolge der Beimengung von Cellulose und der sauren Gährung der Kohlehydrate im Darm wird rund $^1/_3$ vom Eiweiss und $^1/_{10}$ von den Kohlehydraten unbenutzt mit dem Koth ausgestossen.

Mais und Reis sind ausserordentlich reich an Stärkemehl, dagegen ärmer an Eiweiss, als Weizen und Roggen; sie stehen daher an Nährwerth dem Mehl nach. In der Regel werden sie nicht roh genossen, sondern nachdem sie mit Wasser gekocht sind, wobei ihr Stärkemehl theils aufquillt, theils in lösliche Stärke übergeht. So zubereitet, wird ihre Stärke und ihr Fett bis auf Spuren, ihr Eiweiss zu 80—85 pCt. resorbirt. In manchen Gegenden wird Mais dem Roggen zur Herstellung von Brodmehlen zugesetzt.

Wegen seines reichen Gehaltes an Kohlehydraten neben ausreichender Eiweissmenge eignet sich der Mais als Mastfutterstoff für Rinder, Schafe und Schweine. In neuerer Zeit ist, zum Theil mit Erfolg, Mais als Futtermittel für Pferde versucht worden.

Gerste und Hafer sind vortreffliche Futtermittel insbesondere für Pferde, die bei starker Arbeit auf eine grosse Zufuhr von Fett oder Kohlehydraten angewiesen sind (S. 277). Ihr reichlicher Gehalt an Kohlehydraten, ihr hoher Eiweiss- und mässiger Fettgehalt macht das Körnerfutter zu einem sehr concentrirten. Ihre Ausnutzung im Darm ist auch erheblich grösser als die anderer Futtermittel (S. 180).

Den Cerealien am nächsten stehen die Leguminosen: Erbsen, Linsen, Bohnen; sind sie durch Kochen mit Wasser gequollen und ihre Hülle gesprengt, so werden von ihrem Eiweiss etwa 85 pCt., ihr Fett und Stärkemehl fast vollständig im Darm des Menschen resorbirt. In sehr fein vertheilter und gequollener Form, als Suppen sind daher die Leguminosen sehr schätzbare Nahrungsmittel. Von viel geringerem Nährwerth sind schon die Kartoffeln;

von ihrem spärlich vorhandenen Eiweiss verlässt etwa noch der dritte Theil unverdaut den Körper (S. 180).

In 100 Theilen:	Linsen	Erbsen	Bohnen	Kartoffeln
Wasser	12.5	14,3	14,8	76,0
Eiweiss	24,8	22,6	23,7	2,0
Fett	1,9	1,7	1,6	0,2
Kohlehydrate . . .	54,8	53,2	49,3	20,6
Holzfaser	3,6	5,5	7,5	0,7
Asche	2,4	2,7	3,1	1,0

Im Reis und vollends in den Kartoffeln finden wir auf einen grossen Gehalt an Stärke nur wenig Eiweiss. Wollte daher ein Mensch sich allein von diesen Stoffen ernähren, so brauchte er, um sich die erforderliche Menge von Eiweiss zuzuführen, $1^3/_4$ Kgrm. Reis oder 4,5 Kgrm. Kartoffeln. Sind schon die Reismengen sehr gross, sodass sie der Darm des Menschen schwer bewältigen kann, so werden vollends die an Kartoffeln erforderlichen Quantitäten, auch nur für kurze Zeit, nicht vertragen. Zudem erhält dabei der Körper einen Ueberschuss an Amylaceen, welche im Darm der sauren Gährung anheimfallend Diarrhöen veranlassen (S. 206). Daher gibt man zu diesen Nahrungsmitteln zweckmässig Eiweissstoffe z. B. in Form von Fischen (Häringen) oder noch besser Eiweissstoffe und Fette in Form von Käse oder Buttermilch hinzu und stellt so mit kleineren Mengen von Reis resp. Kartoffeln das zuträgliche Nährstoffverhältniss her.

Infolge ihres grossen Gehaltes an Kohlehydraten stellen die Kartoffeln ein ausgezeichnetes Mastfutter (S. 273) für Schweine und Schafe vor. Als Futtermittel sind auch die Runkelrüben und die Feldrüben (Feldmöhren) mit 1 pCt. Eiweiss und 10 pCt. Kohlehydraten gut zu verwerthen.

Die Gemüse, wie die verschiedenen Kohlarten, die Rüben, der Spargel enthalten 80—92 pCt. Wasser, 1—2 pCt. Eiweissstoffe, 2—4 pCt. Stärke resp. Pflanzengummi, etwas Zucker und etwa $1—1^1/_2$ pCt. Cellulose. Ihr Nährwerth ist daher ein nur geringer.

Von den Futtermitteln verdient noch das Grünfutter (Gras, Klee, Lupinen) und das Rauhfutter (Heu, Stroh) Erwähnung; dieselben Pflanzen, welche frisch das Grünfutter liefern, geben im lufttrocknen Zustande das Heu, während die von den Samen durch Ausdreschen befreiten Stengeltheile der Cerealien (Hafer, Weizen, Roggen, Gerste) das Stroh liefern. Von der Ausnutzung dieser Futtermittel im Darm der Pflanzenfresser ist bereits die Rede gewesen (S. 180).

Wie viel von diesen einzelnen Futtermitteln resp. von deren Combination mit Hafer, Kleie, Mais, Gerste etc. als tägliche Ration für die Hausthiere erforderlich ist, lässt sich aus dem oben (S. 273) angeführten Kost- und Futter-

In 100 Theilen:	Weidegras	Rothklee	Lupinen	Wiesenheu	Roggenstroh gewöhnliches	Roggenstroh gutes
Wasser. . .	75,0	78,0	85,0	13,0	18,6	13,8
Eiweiss. . .	3,0	3,5	3,1	9,5	1,5	3,9
Fett. . . .	0,8	0,8	0,4	3,1	1,5	1,0
Kohlehydrate.	13,1	8,0	5,7	40,9	32,4	34,7
Holzfaser . .	6,0	8,0	5,1	26,7	43,0	40,1
Asche . . .	2,1	1,7	0,7	6,8	3,0	6,5

maass leicht berechnen; auch ist bereits dort Erwähnung geschehen, dass man bei intendirter Mästung die Kohlehydrate, bei milchliefernden Thieren das Eiweiss im Futter noch vermehren, bei stark arbeitenden Thieren aber alle Nährstoffe, insbesondere Kohlehydrate reichlicher geben muss (S. 277).

Als Futtermittel resp. als Zusatz zu anderem Futter finden eine Reihe von Abfällen aus technischen Gewerben Verwendung. Die bei der Oelgewinnung aus ölhaltigen Samen durch Auspressen derselben als Nebenproduct gewonnenen Oelkuchen (Raps-, Erdnuss-, Leinkuchen) bilden infolge ihres hohen Eiweissgehaltes (30 pCt. und darüber) einen sehr geeigneten Zusatz zu eiweissarmen Futtermitteln, insbesondere für Jungvieh. Futterkuchen aus Leinsamen-, Mais-, Hafer- und Erbsenmehl scheinen sich als Conserven für Pferde, wenn es sich um kurzdauernde Verpflegungsperioden handelt, zu bewähren. Kartoffelschlempe, der Rückstand von der Spiritusfabrication, ist, mit Stroh, Heu etc. gereicht, wegen ihres Eiweissgehaltes (18 bis 20 pCt. im lufttrockenen Zustande) ein gut zu verwerthender Futterstoff. Die bei der Bierbereitung aus Gerste übrig bleibende Gerstenschlempe, die ausgezogenen Malzhülsen oder Bierträber enthalten getrocknet etwa 20 pCt. Eiweiss; sie sind für Rinder und Schweine, weniger für Pferde als Futtermittel geeignet; die rund 17 pCt. Eiweiss bietenden Malzkeime müssen wegen ihrer trockenen Beschaffenheit mit wässerigen Futtermitteln (Schlempe u. A.) zusammen verabreicht werden. Die abgerahmte saure Milch (Schlickermilch) und das Fleischmehl, die Rückstände von der Fabrication des Fleischextractes, sind ausgezeichnete Futtermittel für Schweine, das Fleischmehl, das bis zu 70 pCt. Eiweiss enthält, ein geeigneter Mastfutterstoff; beide werden im Darm des Schweins vollständig ausgenutzt (S. 180). Neuerdings benutzt man vielfach Fleischmehl auch als Hundefutter, meist mit Getreidemehl vermischt (Hundezwieback, Hundekuchen).

Die pflanzlichen Nahrungsmittel nehmen noch wegen ihres hohen Kaligehaltes besonderes Interesse in Anspruch. Im Durchschnitt enthalten die pflanzlichen Futtermittel 2—8mal so viel Kali als Natron, und dementsprechend nehmen Pflanzenfresser mit dem täglichen Futter 5—12mal so viel Kali als Natron auf. Bunge hat abgeleitet, dass diese reichliche Aufnahme von Kalisalzen die Ursache ist, weshalb die Herbivoren ein so grosses Kochsalzbedürfniss haben, dass sie ihnen gereichtes Salz mit Begierde lecken. Kohlensaures, phosphorsaures und schwefelsaures Kali setzen sich in Lösungen, die gleichzeitig Kochsalz enthalten, bei Körpertemperatur theilweise derart um, dass kohlensaures, phosphorsaures und schwefelsaures Natron neben Chlorkalium

entsteht. Dieser Austausch zwischen den resorbirten Kalisalzen und dem Kochsalz findet nun auch im Blut und in den Gewebssäften statt, und indem das Blut sich dieser Salze in den Nieren durch den Harn entledigt, büsst der Organismus der Herbivoren dauernd sowohl Natrium als Chlor ein, daher ihre Gier nach Kochsalz. Manche Herbivoren, z. B. Kaninchen, zeigen indess durchaus kein solches Verlangen.

10. Die chemischen Processe im Thierkörper.

Vergleicht man die Zusammensetzung der Bestandtheile der Nahrung bez. des Thierleibes mit der Zusammensetzung derjenigen Stoffe, welche den Thierkörper mit den Ausscheidungen verlassen, so findet man, dass, vom Wasser und den Mineralsalzen abgesehen, die in den Einnahmen und den Ausgaben in gleicher Weise anzutreffen sind, die Hauptbestandtheile der thierischen Nahrung aus organischen, hoch zusammengesetzten und niedrig oxydirten Verbindungen bestehen, den Eiweisskörpern, den Fetten und den Kohlehydraten, während die Ausscheidungen vorwiegend Stoffe enthalten, welche entweder gar keine organischen mehr sind, wie die Kohlensäure und das Wasser, oder wenigstens auf der Grenze von Anorganischem und Organischem stehen, wie der Harnstoff, das Biamid der Kohlensäure, der ausserordentlich leicht in Kohlensäure und Ammoniak zerfällt (S. 222). Nun ist schon bei der Lehre von der Athmung entwickelt worden, dass jeder thierische Organismus der ständigen Zufuhr von Sauerstoff zur Unterhaltung seiner Lebensprocesse bedarf (S. 69, 95). Bei den Wirbelthieren, welche in ihrem Blut rothe Blutkörperchen führen, tritt der Sauerstoff der Luft in lockere chemische Bindung an das Haemoglobin der rothen Blutkörperchen. Das arterielle Blut, das mit Sauerstoff fast gesättigt ist (S. 88), erleidet auf dem Wege bis zu den Capillaren keinen irgend erheblichen Verlust seines Sauerstoffgehaltes, während das venöse Blut einen erheblichen Mindergehalt an Sauerstoff gegenüber dem arteriellen aufweist. Aus letzterer Thatsache ergab sich der Schluss, dass der Verbrauch des Blutsauerstoffs auf dem Wege durch die Capillarbahn erfolgt (S. 91). Dass dieser Vorgang nicht im Capillarblut selbst stattfindet, vielmehr aus diesem der Sauerstoff in die sauerstoffarmen Gewebe diffundirt bezw. von den sauerstoffgierigen Geweben gebunden wird, in denen er verbraucht und dafür Kohlensäure gebildet wird, dass also der Ort der Oxydationen und Zersetzungen in die Gewebe zu verlegen ist, scheint sich aus der Erfahrung von Hoppe-Seyler zu ergeben, wonach mit leicht oxydablen Stoffen, Zucker oder Milchsäure versetztes Blut selbst bei Körpertemperatur nicht oxydirend wirkt, weder eine wesentliche Abnahme seines Sauerstoffs noch Zunahme der CO_2-Bildung zeigt, wohl aber, wie Müller gezeigt hat, wenn das mit Zucker etc. ver-

setzte Blut künstlich durch ein frisch ausgeschnittenes „überlebendes“ Organ z. B. die Niere oder den Muskel geleitet wird, also allseitig mit dem Gewebe in innige Berührung tritt. Endlich spricht dafür die Beobachtung von Pflüger und Oertmann, wonach Salzfrösche, deren Blut durch $^3/_4$ proc. Kochsalzlösung ersetzt ist, annähernd so viel Sauerstoff verbrauchen und CO_2 bilden, als normale blutführende. Man bezeichnet diesen Sauerstoffverbrauch und die CO_2-Bildung in den Geweben wohl als innere Athmung oder Gewebsathmung. Dies mit der Eingangs angeführten Zusammensetzung der Ausscheidungen aus dem Thierkörper zusammengehalten, hat man seit Lavoisier (1785) ziemlich allgemein den Satz aufgestellt, dass in den thierischen Organismen durch den in der Lunge aufgenommenen Sauerstoff organische Substanz verbrenne; dass durch die Verbrennung der eingeführten Nahrung die organischen Stoffe immer höher oxydirt werden, bis sie fast ausschliesslich als Wasser, Kohlensäure und Harnstoff aus dem Körper austreten. Auch diese Oxydation muss der Hauptsache nach in den Geweben, genauer in den Gewebszellen vor sich gehen, welche dem vorbeiströmenden Capillarblut den für ihre Lebensprocesse unerlässlichen Sauerstoff entziehen. Alle lebenden Zellen stehen, wie Pflüger treffend sagt, fortwährend im Brande, wenn wir das Licht auch nicht immer mit unserem leiblichen Auge sehen.

Was nun das Material dieser Oxydationen und den Ort dieser Umsetzungen anlangt, so ist zunächst hervorzuheben, dass auch in den Geweben die chemischen Umsetzungen durch die Thätigkeit der Zellen eingeleitet werden. Aus der in die Gewebsinterstitien gesetzten Lymphe, welche ausser den Bestandtheilen des Blutplasma noch die aus dem Darm resorbirten Nährstoffe enthält, nehmen die Gewebszellen je nach ihren chemischen Affinitäten Stoffe auf, um sie weiterhin durch die jeder Zelle eigene und in den verschiedenen Geweben verschiedenartige Thätigkeit mit Hülfe des dem Capillarblut von den Gewebszellen entzogenen Sauerstoffs zu verarbeiten. Dass indess nicht die Affinitäten des Sauerstoffs allein die Processe, welche im Thierkörper ablaufen, beherrschen, dafür spricht einmal das Vorkommen von Körpern im Harn, die wie die Harnsäure leicht weiter oxydirt werden könnten, sodann der unveränderte Uebergang von Stoffen in den Harn, welche, wie das Brenzcatechin $C_6H_4(HO)_2$, sonst mit grosser Begierde Sauerstoff aufnehmen, während auf der anderen Seite die sehr schwer oxydirbaren Fette, das Palmitin, Stearin, Olein im Thierkörper vollständig unter Bildung von CO_2 und H_2O zerlegt werden. Endlich treten sogar Reductionsproducte, wie das Urobilin (S. 226), mit dem Harn aus dem Körper heraus. Einer solchen Verbindung von Oxydations- mit Reductionsprocessen begegnet man indess auch ausserhalb des Organismus; bei Verbrennung von Holz bei ungenügendem Zutritt von Sauerstoff bilden sich neben CO_2 und H_2O auch Kohle und andere Reductionsproducte. Ausserhalb des Thier-

körpers erfolgt die Einwirkung des Sauerstoffs, wie bekannt, erst, wenn die verbrennlichen Stoffe bis zur Entzündungstemperatur erwärmt werden, die bei verschiedenen brennbaren Stoffen verschieden, zumeist aber hoch über der Körpertemperatur gelegen ist; auf solche Temperatur kann der Thierkörper seine oxydablen Stoffe nicht erheben. Zur Erklärung, wodurch die Zerfalls- und Oxydationsprocesse im Thierkörper zu Stande kommen, muss man, da sich die Bedingungen der Aussenwelt von den im Körper herrschenden nur dadurch unterscheiden, dass man es in letzteren mit Zellen, also mit Organismen zu thun hat, die räthselhafte Ursache der Oxydationen in der Organisation des Thierkörpers suchen. Wodurch aber das Organisirte, d. h. die lebenden Zellen, die Fähigkeit der Stoffzerlegung erhält, ist bisher noch nicht in befriedigender Weise festgestellt. Sehen wir von dieser einstweilen noch offenen Frage nach der Ursache der Stoffzersetzung ab, so lassen sich die bisher gemachten Erfahrungen über den Ablauf der Zersetzungsprocesse etwa so zusammenfassen: bei den Stoffzersetzungen im Thierkörper erfolgen für gewöhnlich keine einfachen Oxydationen, sondern es spalten sich complicirte chemische Verbindungen in ihre Componenten (Dissociation), entweder geradeauf ohne Zutritt eines Stoffes (einfache Spaltung), oder unter Aufnahme von Wasser (hydrolytische Spaltung) oder unter Aufnahme von Sauerstoff (oxydative Spaltung); daneben können noch allerlei reductive und synthetische Processe vorkommen.

Danach steht aber jedenfalls so viel fest, dass im thierischen Organismus Spaltungs- und Oxydationsprocesse neben einander herlaufen. Dem entsprechend werden die organischen Stoffe nicht sofort in die letzten Endproducte zersetzt, vielmehr findet dieser Uebergang allmälig durch Mittelglieder statt, Zwischenproducte der Rückbildung oder, wie man sie wohl nennt, der regressiven Metamorphose, die man auch in wechselnden Mengen in verschiedenen Organen und Geweben antrifft. Eine Zusammenstellung der im Thierkörper zwischen dem Eiweiss und dessen Endproduct, dem Harnstoff, vorkommenden N-haltigen Mittelglieder ergibt bezüglich des Verhältnisses ihres Stickstoffs zum Kohlenstoff folgendes:

Eiweissstoffe	enthalten	1	Atom	N	auf	$3^1/_2$	Atome	C.
Glycocoll	„	1	„	„	„	2	„	„
Kreatin und Kreatinin .	„	1	„	„	„	$1^1/_3$	„	„
Harnsäure	„	1	„	„	„	$1^1/_4$	„	„
Allantoin	„	1	„	„	„	1	„	„
Harnstoff	„	1	„	„	„	$^1/_2$	„	„

In dem Maasse als die einzelnen Glieder dieser Reihe an Kohlenstoff verarmen, werden sie an Stickstoff und zugleich an Sauerstoff reicher. Von den zwischen Eiweiss und Harnstoff gelegenen, jedenfalls sehr zahlreichen Mittelgliedern kennen wir bislang nur wenige, doch geben diese uns einigen Aufschluss über die Art, wie die

Bildung des Harnstoffs zu Stande kommen kann. Leucin, Glycocoll, Asparaginsäure und Ammonsalze sind höchst wahrscheinlich als Vorstufen des Harnstoffs im Thierkörper anzusehen; denn führt man die erwähnten Stoffe in den Körper ein, so treten sie nicht als solche, sondern in Form von Harnstoff mit dem Harn heraus. Da nun Leucin und Asparaginsäure im Darm durch Einwirkung des Pancreasfermentes auf die Eiweisskörper (S. 165), Ammonsalze durch Fäulniss der Eiweisskörper im Darm (S. 172) entstehen, so darf man wohl annehmen, dass diese im Darm gebildeten Stoffe nach ihrem Uebertritt in die Körpersäfte weiterhin in den Geweben sich zu Harnstoff umsetzen. Und zwar ist die Hauptbildungsstätte für den Harnstoff in die Leber zu verlegen (S. 218). Da die Eiweisskörper 1 Atom N auf $3\frac{1}{2}$ Atome C, der Harnstoff aber 1 Atom N auf nur $\frac{1}{2}$ Atom C enthält, so müssen bei der Abspaltung des Harnstoffs vom Eiweiss N-freie, C-haltige Atomkomplexe frei werden. Auch diese werden mit Hülfe des Sauerstoffs ebenfalls durch eine Reihe von Zwischenstufen, in denen der O-Gehalt immer grösser, der C-Gehalt immer kleiner wird, zumeist wohl bis zu den Endproducten: Kohlensäure und Wasser zersetzt. Ist indess die Menge dieser nach Abspaltung des Harnstoffs vom Eiweiss entstehenden N-freien Stoffe grösser, als unter den jeweiligen Bedingungen im Organismus angegriffen werden kann, so wird dieser Ueberschuss höchst wahrscheinlich in Fett umgebildet und als solches abgelagert. Die Beobachtungen Virchow's über die fettige Degeneration der eiweissreichen zelligen Elemente sowie von Hoppe-Seyler und von C. Voit machen es bis zu einem gewissen Grade wahrscheinlich, dass aus dem zerfallenden Eiweiss eine kohlenstoffreiche Substanz abgespalten wird, aus der sich Fett synthetisch bilden kann. Doch fehlt es noch an zwingenden directen Beweisen. Für eine mögliche Bildung von Fett aus Eiweisskörpern spricht einmal: die Bildung von Fettwachs (Adipocire, aus palmitin- und stearinsaurem Kalk bestehend) in eiweisshaltigen Geweben langsam verwesender Leichen, ferner die Thatsache, dass Kühe bei einem an Eiweissstoffen reicheren Futter auch fettreichere Milch geben, und die an Hündinnen gemachte Erfahrung, dass ausschliessliche Fleischnahrung den Buttergehalt der Milch erhöht (S. 260). Indess ist nicht auszuschliessen, ob nicht, da Eiweissnahrung den Glycogengehalt der Leber erhöht (S. 216), erst durch das Zwischenglied des Glycogen hindurch sich aus Eiweiss Fett bilden kann, ist es doch nunmehr ausser Zweifel, dass aus Kohlehydraten Fett entsteht (S. 291).

Einfacher gestalten sich die Zersetzungsvorgänge bei den Kohlehydraten. Der von aussen eingeführte oder durch die Wirkung des Mund- und Bauchspeichels auf die Amylaceen gebildete Zucker tritt als solcher in's Blut über. Mit dem Blut den Organen zugeführt, wird er dann verhältnissmässig rasch zu CO_2 und H_2O zersetzt. Für die directe Oxydation des Zuckers spricht

die schon von Regnault und Reiset constatirte Thatsache, dass nach Einfuhr von Amylaceen oder Zucker mit der Nahrung von dem eingeathmeten Sauerstoff ein erheblich grösserer Theil in Form von Kohlensäure wiedererscheint, als bei Fleischnahrung (S. 81). Werden aber Kohlehydrate im Ueberschuss, in erheblich grösseren Mengen als zur Deckung des Bedarfes erforderlich, zugeführt, so fragt es sich, werden auch sie vollständig dem Sauerstoff zur Beute, oder können sie sich in irgend einer Form im Körper aufspeichern. Diese Frage aufzuwerfen, ist man um so mehr berechtigt, als die Erfahrungen rationeller Viehzucht gelehrt haben, dass bei einem Ueberschuss an Kohlehydraten im Futter, vorausgesetzt, dass dieses die den Bedarf deckende Eiweissmenge enthält, bei Gänsen, Enten, Schweinen, Kühen und Schafen ein reichlicher Fettansatz, Mästung erzielt wird (S. 272). Man hat daraus auf Fettbildung aus Kohlehydraten geschlossen und für die Möglichkeit, ja ihre Wahrscheinlichkeit ausserdem die Erfahrung geltend gemacht, dass die fettarmen Carnivoren bei Zusatz von Kohlehydraten zur Nahrung Fett ansetzen, sowie die Thatsache, dass Bienen, welche ausschliesslich Zucker erhalten, Wachs zu produciren fortfahren, einen Stoff, der den Fetten nahe steht. Indess hat man die eben erwähnten Erfahrungen vielmehr so gedeutet, dass vermöge der stofflichen Fähigkeit der Kohlehydrate, bei gleichzeitiger Verabreichung mit Eiweiss die Zerstörung des letzteren zu beschränken, also eiweissersparend zu wirken (S. 268), der Einfluss der Kohlehydrate auf die Fettbildung nur ein indirecter sei, insofern sie leichter als die Eiweissstoffe unter die Bedingungen des Zerfalles geriethen und dadurch die N-freien Spaltungsproducte des Eiweiss vor der Zerstörung schützten. Nun sind aber neuerdings bei Omnivoren (Schwein) von Soxhlet, Meissl u. A., bei Herbivoren (Schaf) von Henneberg, bei Vögeln (Gans) von B. Schulze, endlich beim Carnivoren (Hund) von I. Munk und Rubner so grosse Quantitäten von Fett zum Ansatz gebracht worden, wie solche weder durch das aus dem zersetzten Eiweiss abspaltbare Fett, noch durch das Nahrungsfett hätten geliefert werden können; für die Entstehung eines Theils von dem unter jenen Bedingungen angesetzten Fett müssen sicherlich die Kohlehydrate als Quellen in Anspruch genommen werden. Zur Ueberführung der C-armen und O-reichen Kohlehydrate z. B. Zucker $C_6H_{12}O_6$ in die C-reichen und O-armen Fette z. B. Olein $C_{57}H_{104}O_6$ muss zunächst eine kräftige Reduction (O-Entziehung) und weiter eine Condensation mehrerer reducirter Kohlehydratmoleküle zu einem einzigen Moleküle in's Spiel treten.

Die Fette können, so schwer sie sonst durch oxydirende Agentien angegriffen werden, im Organismus einer vollständigen Auflösung zu CO_2 und H_2O unterliegen, wofern sie nicht im Ueberschuss zugeführt werden. Die Annahme, dass die Fettbildung überwiegend auf das mit der Nahrung überschüssig zugeführte und im Körper nicht zersetzte Fett zurückzuführen ist, ist für den

Pflanzenfresser von vorn herein nicht wahrscheinlich, weil die bedeutende Fettablagerung bei der Mästung und die so erhebliche, durch die Milch erfolgende Fettausscheidung zu dem Fettgehalt der pflanzlichen Futtermittel in keinem Verhältniss steht, ausserdem die Thierfette von anderer Beschaffenheit sind als die Fette des Futters. Daraus folgt aber nicht, dass mit der Nahrung überschüssig eingeführtes Fett nur indirecte Bedeutung für die Fettablagerung hat, wie dies eine Zeit lang angenommen worden ist; das Nahrungsfett sollte in gleicher Weise wie die Kohlehydrate leichter der Zerstörung anheimfallen und dadurch die Spaltungsproducte des Eiweiss, aus denen Fett sich bilden kann, vor dem Zerfall schützen. Den überzeugenden gegentheiligen Beweis haben Lebedeff und I. Munk geliefert: nach reichlicher und längere Zeit fortgesetzter Fütterung eines Hundes mit Hammelfett bez. Rüböl kam ein Fett zur Ablagerung, das dem Hammelfett bez. Rüböl chemisch weit ähnlicher war als dem normalen Hundefett. Damit ist der directe Uebergang des Nahrungsfettes in die Zellen des Thierkörpers sicher erwiesen.

Zu den Oxydationsvorgängen gehört ferner die Bildung der Schwefelsäure. Alle Eiweissstoffe enthalten ausser C, H, O, N auch S im Molekül; dieser Schwefel wird bei der Zersetzung des Eiweiss vom Eiweissmolekül abgespalten, unterliegt weiterhin der Oxydation zu Schwefelsäure, die in Form von Sulfaten (zum kleinen Theil an aromatische Substanzen gebunden [S. 226]), mit dem Harn aus dem Körper austritt.

Von anderen Oxydationen seien erwähnt: die der flüchtigen fetten Säuren (Ameisen-, Essig-, Butter-, Capronsäure u. A.) sowie der organischen Säuren (Milch-, Citronen-, Aepfel-, Wein- und Bernsteinsäure) zu CO_2 und H_2O, sowie deren Alkalisalze zu H_2O und Na_2CO_3, welch' letzteres in den Harn übertritt (S. 237); ferner die Oxydation des Alcohols und des Glycerins ebenfalls zu H_2O und CO_2, die des Benzol zu Phenol, des Benzylalcohol, Benzaldehyd, der Zimmt- und Mandelsäure zu Benzoesäure, des Tannin zu Gallussäure.

Der Chemismus des Thierlebens erscheint somit als eine Summe von Oxydations- und Spaltungsprocessen, im Wesentlichen als ein analytischer Vorgang, vermöge dessen die hoch zusammengesetzten und niedrig oxydirten Bestandtheile des Thierkörpers bez. der von aussen in ihn aufgenommenen Nahrung in einfach zusammengesetzte und hoch oxydirte Verbindungen: Harnstoff, Kohlensäure, Schwefelsäure und Wasser zerfallen und als solche aus dem Körper entfernt werden.

Allein neben diesen Processen finden auch die umgekehrten Vorgänge, synthetische und Reductionsprocesse statt, und gerade die neueste Forschung hat den Kreis unserer diesbezüglichen Kenntnisse wesentlich erweitert. Benzoesäure, innerlich gegeben, verwandelt sich im Organismus unter Paarung mit Glycocoll und unter Austritt der Elemente des Wassers in Hippursäure (S. 231);

ebenso nach Baumann Phenol, innerlich gegeben, unter Paarung mit Schwefelsäure und unter Austritt von Wasser in Phenolschwefelsäure:

$$C_6H_5.HO + SO_2 \left\{ \begin{matrix} HO \\ HO \end{matrix} \right. = \left. \begin{matrix} C_6H_5.O \\ OH \end{matrix} \right\} SO_2 + H_2O.$$

Danach scheint es, als ob der Organismus im Stande wäre, dem Glycocoll und der Benzoesäure resp. dem Phenol und der Schwefelsäure zusammen 1 Mol. Wasser zu entziehen. Die Leber verwandelt den ihr vom Darm durch die Pfortader zuströmenden Zucker, gleichfalls unter Wasserentziehung, in Glycogen (S. 215). Ammonsalze z. B. das Carbonat, in den Körper eingeführt, gehen, ebenfalls unter Wasserentziehung, in Harnstoff über (S. 218). Man bezeichnet solche Substanzen, insofern sie durch Wasserentziehung entstehen und wiederum unter Aufnahme von Wasser leicht verändert werden, als Anhydride. Auf der anderen Seite werden in den Darm eingeführte feste Fettsäuren (Oel-, Palmitin-, Stearinsäure) im Organismus unter Paarung mit Glycerin zu den entsprechenden Neutralfetten und zwar auch, ohne dass mit den fetten Säuren gleichzeitig Glycerin gegeben war, indem der Körper, wie bei der Hippursäurebildung das Glycocoll, hier das Glycerin selbst hergiebt; so gelang es I. Munk, nach längerer reichlicher Fütterung eines abgemagerten Hundes mit den festen Fettsäuren des Hammeltalges, nicht diese, sondern (neutrales) Hammelfett am Körper des Hundes zur Ablagerung zu bringen, und bei einem Menschen mit einer Lymphfistel nach Verabreichung von Fettsäuren das entsprechende Neutralfett in der ausfliessenden Verdauungslymphe (Chylus) nachzuweisen. Es sind noch andere synthetische oder Reductionsprocesse als im Thierkörper vor sich gehend erkannt, so die schon berührte Umbildung der Kohlehydrate zu Fett im Thierkörper (S. 292).

Aber selbst wenn unsere Kenntnisse nach dieser Richtung noch weiter zunehmen sollten, so viel steht fest, dass die synthetischen und Reductionsprocesse im Thierkörper gegenüber den analytischen, den Spaltungs- und Oxydationsprocessen, quantitativ zurücktreten. Mag auch durch Synthese im Thierkörper Bildung complicirt zusammengesetzter Verbindungen, wie z. B. des (aus 6 Elementen bestehenden) Haemoglobin, zu Stande kommen, immerhin bedarf es dazu des Vorhandenseins organischer Substanzen (zur Bildung des Haemoglobin: der Eiweisskörper); ein Fall von Aufbau einer organischen Substanz aus rein anorganischem Material im Thierkörper ist (wenn wir von der Bildung des an der Grenze von Organischem und Anorganischem stehenden Harnstoffs aus Ammonsalzen absehen) bisher nicht constatirt. Noch weniger vermag der Thierkörper die wichtigsten seiner organischen Bestandtheile: Eiweiss, Fette und Kohlehydrate aus Anorganischem aufzubauen, vielmehr kehren durch das Leben der Thiere jene complicirt zusammengesetzten

organischen Stoffe wieder zu einfachen anorganischen Verbindungen: Wasser, Kohlensäure, Ammoniak und Schwefelsäure zurück.

Wenn nun so der Thierkörper seine organischen Bestandtheile zerstört, ohne dazu befähigt zu sein, sie wiederaufzubauen, so fragt es sich, wo entstehen diese wichtigsten organischen Constituentien des Thierkörpers: die Eiweisskörper, die Fette und Kohlehydrate primär? Einzig und allein in der grünen, Chlorophyll-haltigen Pflanzenzelle. Es führt uns dies auf die, schon von Justus v. Liebig (1840) in den Hauptzügen scharf erkannten Unterschiede im Chemismus zwischen Thier und Pflanze. Auch in den Pflanzen verlaufen fermentative Processe und nachfolgende Oxydationen, doch nur sofern sie kein Blattgrün, Chlorophyll enthalten und von der Sonne nicht belichtet werden. Sobald das Sonnenlicht die grünen Pflanzenzellen bestrahlt, ändert sich der Chemismus der Pflanze: die synthetischen und Reductionsprocesse treten in den Vordergrund, während die Spaltungs- und Oxydationsvorgänge jenen gegenüber zurücktreten und von secundärer Bedeutung werden. Der Aufbau sämmtlicher organischen, N-freien Stoffe erfolgt unter dem Einfluss des Sonnenlichtes in den grünen Pflanzenzellen aus den Molekülen der Kohlensäure CO_2 oder besser ihres Hydrates H_2CO_3; die Aufnahme von CO_2 seitens der Pflanzen aus der Atmosphäre, dem Boden, dem Wasser, das sie durch die Wurzeln schöpfen, die Verarbeitung derselben auf synthetischem Wege zu mehr oder weniger complicirten organischen Verbindungen ist die eigentliche Basis für das Bestehen der Thiere. Durch die Einwirkung des Chlorophylls, das einen Theil der rothen und gelben Strahlen des Sonnenlichtes absorbirt, auf das Kohlensäurehydrat wird letzteres reducirt, O_2 in Freiheit gesetzt, während C zum Aufbau des Pflanzenkörpers, in erster Linie der Kohlehydrate, sodann der fetten und ätherischen Oele, sowie der organischen Säuren verwendet wird. Eiweissstoffe wie die anderen N-haltigen Stoffe (Asparagin, Solanin etc.) bauen die Pflanzenzellen, gleichfalls unter Verwendung des bei der CO_2-Reduction frei gewordenen C, aus Ammoniak, salpetriger oder Salpetersäure auf, die sie als solche oder als Salpeterverbindungen aus dem Boden oder dem Regenwasser aufsaugen, den in das Eiweissmolekül eingehenden Schwefel höchst wahrscheinlich aus den im Boden weitverbreiteten schwefelsauren Salzen. Die Reduction der H_2CO_3, HNO_3, HNO_2, H_2SO_4 ist nur der erste Schritt des verwickelten Pflanzenchemismus; um aus den Reductionsproducten die organischen Stoffe zu bilden, dazu bedarf es umfangreicher Synthesen, über deren Ablauf sich nur Vermuthungen aufstellen lassen.

11. Die Mischungsbestandtheile der Organismen und der Kreislauf der Stoffe in der organischen Natur.

Die Grundstoffe, welche in die Bildung organischer Wesen eingehen und an deren Vorhandensein das Wachsthum und Bestehen der Organismen gebunden ist, sind C, H, O, N, S, P, ferner Cl, I, Fl, Si, Na, K, Ca, Mg, Fe, Cu.

Eine Hauptrolle, vielleicht die wichtigste unter allen, spielt der Kohlenstoff, insofern es keine organische Verbindung giebt, in der C fehlt, sodass C als dasjenige chemische Element anzusehen ist, an dessen Gegenwart die Eigenthümlichkeit der belebten Natur geknüpft erscheint. In der organischen Natur tritt uns C in Verbindung mit H, O, N, auch S und P in den mannigfachsten Verhältnissen entgegen, sodass man die Chemie des Kohlenstoffs und seiner Verbindungen als die organische bezeichnet. Während die Pflanzen H_2CO_3 aus der Atmosphäre und aus dem Boden aufsaugen, reduciren ihre Chlorophyll-haltigen Theile unter dem Einfluss des Sonnenlichtes H_2CO_3 zu O_2, H_2O und C, von denen sie C zum Aufbau ihres Körpers zurückbehalten („Assimilation der grünen Pflanzenzellen“), O_2 aber durch die auf ihrer Oberfläche befindlichen Spaltöffnungen aushauchen. Im Dunkeln verhalten sich alle Pflanzen und auch in der Helligkeit die nicht grünen Pflanzentheile z. B. die Keime, die Pilze und die ungefärbten Blüthentheile durchaus wie die Thiere, sie hauchen CO_2 aus und nehmen O auf, und man spricht in dieser Beziehung von einer „Athmung der Pflanzen“ im engeren Sinne mit Rücksicht auf deren Uebereinstimmung mit dem nämlichen Vorgange bei der Respiration der Thiere. Bezüglich der Menge der so entstehenden Producte verschwindet jedoch die durch die Pflanzenathmung erzeugte CO_2 gegenüber der O-Menge, welche die grünen Pflanzentheile im Tageslicht aushauchen. Auf diese Weise wird die atmosphärische Luft gewissermaassen von dem durch die CO_2-Exhalation der Thiere resultirenden CO_2-Ueberschuss befreit und der stetige O-Verlust der Luft, die Folge der thierischen Respiration, ausgeglichen.

Der Sauerstoff betheiligt sich direct an den Lebensprocessen der Pflanzen; bringt man eine Pflanze in Luft, die keinen O enthält, so steht die Entwicklung still, sie stirbt ab. Die absolute Abhängigkeit der Thiere von der Sauerstoffzufuhr haben wir bei der Lehre von der Athmung kennen gelernt (S. 69, 95). Ohne Sauerstoff ist jede Zellthätigkeit, also auch die chemischen Processe, die man in ihrer Gesammtheit als Leben bezeichnet, unmöglich.

Nächst C und O ist Stickstoff der wichtigste Grundstoff. N-haltige Stoffe, in erster Linie Eiweiss, bilden (nächst dem Wasser) den Hauptbestandtheil des Zellprotoplasma. Die Bildung dieser N-haltigen organischen Stoffe anlangend, ist es jedenfalls sicher, dass im Thierkörper derartige Processe, wenn sie überhaupt vorkommen, nur eine untergeordnete Rolle spielen. Dagegen steht es fest, dass die Thiere ihre N-haltigen Bestandtheile im Wesentlichen von den Pflanzen beziehen, aus denen sie direct oder nach vorgängiger Einverleibung in den Organismus von Pflanzenfressern, deren Fleisch die Carnivoren und die Menschen geniessen, in den Körper der letzteren gelangen.

Den quantitativen Hauptbestandtheil sowohl der lebenden Organe als der Organismen überhaupt bildet das Wasser; der Körper der Säugethiere enthält insgesammt 64 pCt. seines Gewichtes an Wasser und, wenn man von den Knochen mit nur 20 pCt. Wasser absieht, sogar über 70 pCt. Weder Pflanzen noch Thiere vertragen einen Verlust an Wasser unter eine gewisse Grenze, ohne dauernd unfähig zu werden, ihre chemischen Processe, also auch ihr Leben fortführen zu können. Die Bedeutung des Wassers für die Circulation des Blut- und Lymphstromes, für die Bildung der Verdauungssecrete und die Verdauung der Nährstoffe, für die Ausfuhr der Excrete und für die Verdunstung von der Haut und den Lungen ist in den früheren Capiteln bereits gewürdigt worden. Treffend sagt Hoppe-Seyler: alle Organismen leben in Wasser und zwar in fliessendem Wasser.

Einen der wesentlichen Bestandtheile des Organismus repräsentirt der Schwefel, insofern er in sämmtliche Eiweissstoffe eingeht, er gehört zu den Bildnern des Zellprotoplasma. An ihn reiht sich der Phosphor; wenn er auch nur in einer Gruppe der eigentlichen Eiweisskörper (Nucleoalbumin, S. 13) und dessen Spaltungsproduct, dem Nuclein (S. 22) enthalten ist, so findet er sich doch auch in dem reichlich verbreiteten Protagon resp. Lecithin, sowie in der Glycerinphosphorsäure, dem Spaltungsproduct des Lecithin. Ausserdem enthalten die Knochen reichlich Calciumphosphat $Ca_3(PO_4)_2$, ja dieses nimmt einen so wesentlichen Antheil an der Knochenbildung, dass man wohl sagen kann: ohne Calciumphosphat ist Knochenbildung unmöglich. Ueber ein Viertel des trocknen Skelets besteht aus Phosphorsäure, was für den erwachsenen Menschen rund 2000 Grm. ausmacht. Die Thiere nehmen verhältnissmässig viel Phosphorsäure mit der Nahrung auf und scheiden fast eben so viel täglich mit dem Harn und mit dem Koth aus. Die Pflanzen enthalten den Phosphor spärlicher; in erheblicher Menge finden sich organische Verbindungen der Phosphorsäure (Protagon resp. Lecithin und dessen Zersetzungsproduct, die Glycerinphosphorsäure) nur in den Keimen und Samen.

Im Speichel und im Magensaft von Dolium galea, einer grossen Schnecke des Mittelmeeres, findet sich nach Troschel freie Schwefelsäure zu 0,8—3 pCt.

Protagon, ein in mikroskopischen Nadeln krystallisirender N- und P-

haltiger Körper, der besonders reichlich im Gehirn vorkommt (hier von Liebreich entdeckt), löslich in warmem Alcohol, Aether und Chloroform, zerfällt sehr leicht in das phosphorhaltige Lecithin und in das phosphorfreie Cerebrin. Cerebrin (C-, H-, N-, O-haltig), in kaltem Wasser unlöslich, aber in heissem Wasser kleisterartig aufquellend, in heissem Alcohol ziemlich löslich, gibt beim Kochen mit verdünnter Mineralsäure einen vergährbaren Zucker, Galactose (S. 256). Lecithin findet sich in geringer Menge im Blut, in der Galle, im Chylus etc., reichlich im Eidotter und infolge von Zersetzung des Protagon in der Nervensubstanz; es ist krystallisirbar, unlöslich in Wasser, aber darin aufquellend, löslich in Alcohol und Aether, zerfällt sehr leicht in Neurin und Glycerinphosphorsäure $C_3H_9PO_6$.

Das Chlor ist von wesentlicher Bedeutung. Mit Natron verbunden, bildet es als NaCl einen constanten Bestandtheil des Blutplasma und der Lymphe, die davon etwa 0,6 pCt. enthalten. In erheblicher Menge findet es sich meist im Harn vor, spärlicher selbst noch bei NaCl-Hunger (S. 227). Von der Zersetzung des NaCl rührt auch die freie Salzsäure her, welche einen nothwendigen Bestandtheil des Magensaftes des Menschen und aller anderen Säugethiere, vielleicht aller Wirbelthiere bildet. Daneben findet sich Cl in Verbindung mit K als Chlorkalium, besonders in den rothen Blutkörperchen (S. 19) und in den Muskeln. Zum geringen Theil ist Chlorcalcium ein Bestandtheil der Knochenasche.

Jod ist neuerdings von Baumann in der Schilddrüse gefunden worden, und zwar ist es an einen eiweissartigen Körper, das Thyrojodin, gebunden. Auch manche Seepflanzen (Tange) enthalten Jod in nicht unbeträchtlicher Menge, nach Drechsel auch manche Korallen.

Fluor kommt sehr spärlich in den Knochen und Zähnen als Fluorcalcium vor.

Silicium ist zunächst ein Bestandtheil der Pflanzen; die Epidermiszellen der Gräser sind meist mit Kieselsäure SiO_2 imprägnirt; desgleichen findet sich SiO_2 in den Haaren von Menschen und Säugethieren, sowie in den Federn der Vögel vor. Aus den Gräsern geht SiO_2 in den Harn grasfressender Thiere (Pferde, Rinder, Schafe) über (S. 230).

In allen thierischen Organen und Säften kommen sowohl Kalium- als Natriumsalze vor; im Blutplasma und der Lymphe, ferner im Bauchspeichel und in der Galle vorherrschend Na-Salze, in den rothen Blutkörperchen, Muskeln und Nerven, sowie in Milch, Eidotter und Leber vorwiegend K-Salze. Der Harn ist immer reicher an Na, als an K. K ist besonders für wachsende Organismen erforderlich (S. 275).

In den Pflanzen steigt und fällt der K-Gehalt im Allgemeinen mit der grösseren oder geringeren Entwicklungsfähigkeit; es findet sich daher K in der Asche aller Pflanzen, aus der es in der Regel als Pottasche K_2CO_3 gewonnen wird. Auch das Kali der Pflanzen hat seinen Urquell in der anorganischen Natur. Ueberall auf der Erdoberfläche findet sich Granit, ein Doppelsalz der

Kieselsäure mit Kali und Alaun ($K_2SiO_3 + Al_2O_3 . 3SiO_2$), der mehr oder weniger verwitterbar ist. Das bei seiner Verwitterung neben SiO_2 frei gewordene Kali wird von den Regen- und Gebirgswässern herabgespült, gelangt so in die Ackerkrume, von dieser in die Pflanzen, aus den Pflanzen in den Körper der Herbivoren und mit dem Fleisch letzterer in den Körper der Carnivoren.

Calcium kommt in jedem Organismus, ja höchst wahrscheinlich in jeder Zelle vor; ebenso finden sich Spuren davon in allen Pflanzenaschen. Calciumphosphat $Ca_3(PO_4)_2$ bildet zu $^4/_5$ die anorganische Grundlage der Knochen, demnächst folgt Calciumcarbonat, zum geringen Theil Chlorcalcium und Spuren von Fluorcalcium, von welch' letzterem die Zähne etwas mehr enthalten. Im Organismus wird Ca fast stets von geringen Mengen Magnesium begleitet, hauptsächlich $Mg_3(PO_4)_2$, in den Knochen auch etwas $MgCO_3$. Ueberschuss von mit der Nahrung aufgenommenem und resorbirtem Mg wird als Phosphat ausgeschieden und gibt hier zu Concrementen in Nieren und Blase, dem sog. Tripelphosphat ($MgNH_4PO_4 + 6$ aq.) nicht selten Veranlassung (S. 236).

$CaCO_3$ findet sich in der Natur in ausgedehnten Gebirgslagern: Kreide, Jura, Muschelkalk u. s. w. genannt. Die Lösung des $CaCO_3$ aus diesen Gesteinen erfolgt höchst wahrscheinlich durch die Kohlensäure, welche bei der Verwesung der todten Organismen entsteht und vom Wasser absorbirt wird, ist doch CO_2-haltiges Wasser ein Lösungsmittel für $CaCO_3$. Allein kommt Magnesia kaum vor, stets ist es an die Gegenwart der Kalkerde gebunden: so findet sich Magnesiumcarbonat in der Regel in den Kreidelagern neben $CaCO_3$. Ausser als $MgCO_3$ findet es sich in der Natur als $Mg_3(PO_4)_2$.

Von der Gruppe der schweren Metalle nimmt den bedeutsamsten Antheil an den Lebensprocessen der Organismen das Eisen. In den Pflanzen kommt Eisen nur sparsam vor; doch kann bemerkenswerther Weise ohne Eisen eine Bildung der (eisenfreien) Chlorophyllkörner nicht zu Stande kommen. Die rothen Blutkörperchen enthalten in ihrem Haemoglobin Eisen in chemischer Bindung. Die Fähigkeit des Haemoglobin, Sauerstoff in lockerer chemischer Verbindung sich anzueignen und an oxydable Stoffe wiederabzugeben, scheint an die Gegenwart des Eisens wesentlich geknüpft. Die Fe-Menge im Gesammtblut des Menschen beträgt etwa 3 Grm., in dem Blut des Pferdes ca. 18 Grm. Sehr geringe Mengen Fe finden sich im Harn, constant enthält auch die Galle Fe und zwar als Phosphat (S. 156), ebenso sind Fe-Verbindungen im Eidotter, in der Milch und in der Leber nachgewiesen. Ueberschüssig aufgenommenes Fe wird mit dem Koth als Schwefeleisen FeS ausgestossen. Neben dem Eisen findet sich dessen Begleiter in der anorganischen Natur, Mangan in Spuren (namentlich im Blut und in der Galle).

Von anderen schweren Metallen ist nur Kupfer als häufiger Bestandtheil der Leber gefunden worden, aus der es auch, wenigstens beim Mensch und Hund, in die Galle übergeht. Schnecken und

Krebse enthalten im Blut, neben Eisen, auch Kupfer, ebenfalls in organischer Bindung als farbloses Haemocyanin, das durch O-Aufnahme in blaues Oxyhaemocyanin übergeht. Endlich findet es sich im rothen Pigment der Flügelfedern von Turaco (Pisamfresser).

Die übrigen Metalle: Zink, Blei, Quecksilber, Arsen sind, wo man in Organismen Spuren von ihnen antrifft, wohl stets als accidentelle Bestandtheile anzusehen, die auf irgend welchem Wege zufällig in den Körper hineingelangt hier zurückgehalten worden sind.

Das stoffliche Substrat des Thier- und Pflanzenreiches befindet sich in einem steten Kreislauf. Unter der Einwirkung der Sonnenstrahlen bauen die grünen Pflanzentheile aus Kohlensäure, Wasser, Ammoniak und Schwefelsäure, die sie der Luft und dem Boden entnehmen, die Eiweisskörper, Kohlehydrate und Fette auf (S. 295); diese organischen Verbindungen des Pflanzenleibes werden von den Thieren entweder direct aufgenommen oder erst, nachdem sie zum Bestandtheil des Körpers des Pflanzenfressers geworden. Aber gleichviel ob Herbivore oder Carnivore, im Organismus beider zerfallen die organischen, ursprünglich der Pflanze entlehnten Verbindungen wieder zu Kohlensäure, Wasser, Ammoniak, Schwefelsäure und werden in dieser Form aus dem Körper entfernt, nach aussen abgegeben. Mithin sind die Endproducte der Rückbildung oder regressiven Metamorphose im Thierkörper: CO_2, H_2O, NH_3, SO_3 zugleich die Anfangsglieder der schaffenden Thätigkeit, der progressiven Stoffmetamorphose des Pflanzenleibes, oder mit anderen Worten: Die Ausscheidungen der Thiere sind Nahrung für die Pflanzen und die Pflanzen hinwiederum Nahrung für die Thiere. Es umfasst dieser Kreislauf, wie schon gelegentlich des Sauerstoffs (S. 296) angeführt, auch die Bestandtheile der Luft, welche für Thier, wie Pflanze einen unentbehrlichen Nahrungsstoff abgiebt. Infolge der CO_2-Aufnahme und O-Aushauchung seitens der grünen Pflanzentheile im Sonnenlicht wird die Luft von dem durch die thierische Respiration gesetzten CO_2-Ueberschuss befreit und ihr O-Verlust ständig ausgeglichen. So bedingen sich die Thier- und die Pflanzenwelt gegenseitig.

Zweiter Theil.

Die Leistungen des Thierkörpers.

Der Chemismus des thierischen Stoffwechsels hat sich uns in seinen Hauptzügen als eine Summe von Oxydations- und Spaltungsprocessen enthüllt, durch welche die hoch zusammengesetzten und niedrig oxydirten Bestandtheile des Thierkörpers und der von aussen aufgenommenen Nahrung in einfach zusammengesetzte und hoch oxydirte Verbindungen verwandelt werden (S. 293). Nun treten, wie bekannt, bei den mannigfachen chemischen Vorgängen, namentlich bei Oxydationsprocessen, Wärme-, Licht- und Bewegungserscheinungen auf. Wird ein brennbarer Körper z. B. Kohle an der Luft stark erhitzt, so vereinigt sich der Kohlenstoff mit dem Sauerstoff der Luft zu Kohlensäure, und dabei entsteht Wärme und, wenn diese bis zum Glühen geht, auch Licht. Verwandelt man durch die Zuleitung der so gebildeten Wärme zu einer eingeschlossenen Wassermasse diese in Dampf, so kann man mittels der gespannten Wasserdämpfe mechanische Arbeit leisten; hiervon gibt uns die Dampfmaschine ein Beispiel. Taucht man zwei Metalle in angesäuertes Wasser und verbindet die freien Enden beider durch einen Draht, so entsteht ein electrischer Strom, und mittels desselben kann man ebenfalls Wärme und Lichtwirkungen hervorrufen, Massenbewegungen herbeiführen d. h. mechanische Arbeit verrichten. Die aufgezählten, infolge chemischer Umsetzung entstehenden Naturkräfte: *Wärme, Licht, Electricität, mechanische Kraft* sind, wie die Physik lehrt, Bewegungen, und zwar die drei ersten: unsichtbare Bewegungen der kleinsten Theilchen (Atome), die letztere: sichtbare oder Massenbewegungen, und sie heissen deshalb *lebendige Kräfte* im Gegensatz zu denjenigen Kraftformen, welche wie die chemischen Affinitäten mit einander verwandter Stoffe selbst keine Bewegung darstellen, sondern nur *Spannkräfte, potentielle Energien.* So ist, um bei unserem Beispiel zu bleiben, im Kohlenstoff und Sauerstoff eine beträchtliche Menge von Spannkraft enthalten; mit dem Moment, wo beide

sich mit einander verbinden, werden diese Spannkräfte frei und setzen sich in lebendige Kräfte: Wärme, Licht und Bewegung um. Abgesehen von den chemischen giebt es auch mechanische Spannkräfte; wird ein schwerer Klotz an Seilen in die Höhe gezogen, so repräsentirt er eine von seiner Masse und von der Höhe, zu der er erhoben ist, abhängige mechanische Spannkraft, die mit dem Moment, wo der Klotz losgelassen wird, frei wird und sich in lebendige Kraft: Fallbewegung verwandelt, durch welche wieder mechanische Arbeit verrichtet werden kann.

Dem von Lavoisier (1780) erwiesenen Gesetz von der Erhaltung oder Unzerstörbarkeit der Materie steht, wie Robert Mayer (1842), v. Helmholtz, Thomson und Joule gezeigt haben, das Gesetz von der Erhaltung der Kraft, besser der Energie, an der Seite. Gleichwie die Materie unerzeugbar und unzerstörbar ist, gleich wie sie aus allen Gemengen, aus allen Verbindungen stets mit demselben Gewicht, mit dem sie in die Verbindung resp. in das Gemenge eingetreten ist, hervorgeht, so ist auch die Kraft unzerstörbar; alle Modificationen der Kräfte, die man wahrnimmt, sind nur Modificationen der Wirkungsformen, in denen sie auftreten. Niemals geht Kraft verloren; wenn sie verschwunden scheint, ist sie nur in eine andere Form übergegangen. Wie chemische Spannkraft in Wärme, Wärme in mechanische Arbeit übergehen kann, haben wir gesehen. Umgekehrt kann man durch mechanische Kräfte z. B. Stoss oder Reibung Wärme, durch Elektricität Wärme und durch Wärme wieder Elektricität (Thermoelectricität) erzeugen, aber stets geschieht diese Umwandlung der einen Kraftform in die andere nach bestimmten Verhältnissen derart, dass eine bestimmte Wärmemenge in eine bestimmte Arbeitsgrösse oder in eine bestimmte Electricitätsmenge übergeht und umgekehrt. Dem entsprechend besteht ein constantes numerisches Verhältniss zwischen der durch eine bestimmte Arbeitsgrösse zu erzeugenden Wärmemenge und umgekehrt. Joule hat gefunden, dass diejenige Wärmemenge, welche nöthig ist, um 1 Kgrm. Wasser von 0° auf 1° zu bringen, äquivalent ist der Arbeit, 1 Kgrm. auf 425 Mtr. zu erheben, somit ist eine Wärmeeinheit oder Calorie = 425 Kgrm.-Mtr. (mk), oder da 1 Kgrm.-Mtr. d. h. die Arbeit, 1 Kgrm. auf 1 Mtr. Höhe zu erheben, als Arbeitseinheit bezeichnet, so ist 1 Wärmeeinheit = 425 Arbeitseinheiten. Man bezeichnet diesen Werth als das mechanische Aequivalent der Wärme.

Gleichwie in der anorganischen Natur, so entstehen auch in dem Thierkörper durch die chemischen Processe der Oxydation und fermentativen Spaltung lebendige Kräfte, die uns in Form von: Wärme, Bewegung und electrischen Erscheinungen entgegentreten. Die wesentlichsten Spannkräfte sind einmal in den in den Thierkörper aufgenommenen zersetzbaren Nährstoffen angehäuft, sodann in dem eingeathmeten Sauerstoff; in dem Maasse, als beide sich mit einander verbinden, wird der in ihnen vorhandene Vorrath von Spannkräften frei und wandelt sich in lebendige Kraft

um, die je nach den dabei in Frage kommenden Geweben bald nur in Form von Wärme, bald verbunden mit Bewegung oder Electricität auftritt. Es sind also die Leistungen des Thierkörpers einzig und allein bedingt durch die bei den Oxydations- und Spaltungsvorgängen im Organismus frei werdenden lebendigen Kräfte. Da nun die grünen Pflanzenzellen einen Theil der Sonnenstrahlen absorbiren (S. 295) und somit einen Theil der lebendigen Kraft des Sonnenlichtes verschwinden machen und in chemische Spannkräfte umsetzen in Form der oxydablen Stoffe: Eiweiss, Kohlehydrate und Fette, welche die grünen Pflanzenzellen nur unter der Einwirkung des Sonnenlichtes erzeugen und aufhäufen, so sind die Leistungen des Thierkörpers, welche durch die chemischen Umsetzungen jener in den Pflanzen gebildeten Stoffe bedingt sind, in letzter Instanz auf den Kraftvorrath des Sonnenlichtes zurückzuführen und somit nichts Anderes als verwandeltes Sonnenlicht.

1. Die thierische Wärme.

So lange die Säugethiere und Vögel leben, zeigen sie eine von der Umgebung innerhalb weiter Grenzen nur wenig abhängige *Blutwärme* oder *Körpertemperatur*, die man auch als ihre *Eigenwärme* bezeichnet. Man hat früher die Thiere ihrer Eigenwärme nach in Warmblüter und Kaltblüter eingetheilt; zu letzteren rechnete man die sich kalt anfühlenden Reptilien, Amphibien, Fische und sämmtliche wirbellosen Thiere. C. *Bergmann* (1847) hat indess gezeigt, dass auch die Temperatur der sog. Kaltblüter stets, wenn auch um wenige Zehntel Grade, die Temperatur des Mediums, in dem sie sich befinden, übersteigt. Der eigentliche Unterschied zwischen Warm- und Kaltblütern besteht darin, dass die Warmblüter ihre Eigenwärme, gleichviel welches die Temperatur des sie umgebenden Mediums ist, gleichviel ob sie sich am Aequator oder in den gemässigten Zonen oder endlich in den Polargegenden befinden, innerhalb erstaunlich enger Grenzen festzuhalten vermögen. Dagegen entbehren die sog. Kaltblüter dieser Fähigkeit; ihre Temperatur schwankt mit der des Mediums, in dem sie leben, auf und nieder, ist aber stets, mindestens um einige Zehntel Grad höher als die des Mediums. Man nennt deshalb die *Warmblüter* besser: *Thiere mit constanter Temperatur oder gleichwarme, homoiotherme Thiere*, und die *Kaltblüter: Thiere mit variabler Temperatur oder wechselwarme, poikilotherme Thiere.*

Man misst die Körpertemperatur der Thiere am besten so, dass man empfindliche Thermometer in gegen Abkühlung geschützte Körperhöhlen einführt und dort so lange liegen lässt, bis die Quecksilbersäule einen constanten Stand zeigt. Man benutzt hierzu vortheilhaft den Mastdarm oder bei weiblichen Thieren

die Vagina. Beim Menschen bildet bei an den Thorax fest angelegtem Arm die Achselhöhle eine solche geschlossene Höhle, in der sich die Temperaturmessungen leicht und bequem ausführen lassen. Die so ermittelte Eigenwärme beträgt beim

Mensch	37,3° C.
Pferd, Esel	37,5—38,2° C.
Hund, Rind, Katze . .	38,5—39° C.
Schaf, Kaninchen . . .	39,0—39,5° C.
Maus	40° C.

Wesentlich höher ist die Eigenwärme der Vögel; sie beträgt bei der Gans 41,5° C., bei Huhn und Taube sogar 42° C. Unter den Poikilothermen zeigen die Reptilien und Schlangen die relativ höchste Körperwärme; bei diesen übersteigt sie um 1 bis 4°C. die Aussentemperatur, bei Fischen und Fröschen nur um 0,05 bis 0,1° C., bei den Wirbellosen (Mollusken und Insekten) bis 1° C.

Die Eigenwärme der Säugethiere zeigt wie die Puls- und Athemfrequenz und die Menge der CO_2-Aushauchung eine tägliche Periode. Am Morgen am niedrigsten, beim Menschen 36,8° C., steigt sie bis 10 Uhr auf 37,1° C. und sinkt von da ab bis Mittag ein wenig (37,0°), steigt dann wieder und erreicht gegen 3 Uhr Nachmittag ihren höchsten Stand, 37,5°. Von da ab sinkt sie successive, ist Abends 8 Uhr auf 37,3°, Abends 11 Uhr auf 36,9° und fällt in der Nacht bis auf 36,7°. Diese Schwankungen sind hauptsächlich von der Nahrungsaufnahme abhängig: sie sind daher an hungernden Thieren weniger deutlich wahrzunehmen und gestalten sich anders, wenn die Hauptmahlzeit resp. die Hauptfütterung auf eine andere Zeit verlegt wird. Die Steigerung der Temperatur nach der Nahrungsaufnahme ist durch das Verdauungsgeschäft, durch die reichlichere Secretion der Verdauungssäfte, zu deren Herstellung die drüsigen Organe energischer thätig sein müssen, bedingt. Nahrungsentziehung hat Absinken der Körpertemperatur kaum zur Folge; bei längerer Inanition sinkt die Temperatur erst in den letzten Tagen vor dem Hungertod, den man bei Säugethieren bei ca. 30° C., bei Vögeln bei 26° C. hat eintreten sehen.

Ferner schwankt die Eigenwärme mit dem Alter: Neugeborene zeigen eine höhere Körpertemperatur als Erwachsene, in den ersten Tagen 37,9°, dann nur 37,7°, allein sie besitzen zugleich eine geringere Resistenz gegen niedere Umgebungstemperaturen als erwachsene. Neugeborene Fohlen zeigen in den ersten 5 Tagen etwa 39,3°; die Eigenwärme sinkt dann ab, hält sich aber bis zu 5 Jahren auf über 38°, fällt dann bis zu 10 Jahren und erreicht nun die Durchschnittshöhe von 37,8°, um im höheren Alter auf 37,5° und darunter zu sinken. Auch beim Menschen nimmt zwischen dem 40. und 50. Jahre die Eigenwärme, welche bei dem Erwachsenen 37,3° beträgt, bis zu 37,1° ab, um vom 70. Lebensjahre ab wieder auf 37,4—37,5° zu steigen.

Das Geschlecht hat keinen nachweisbaren Einfluss auf die Eigenwärme.

Einen sehr bedeutenden Einfluss auf die Eigenwärme übt die Muskelthätigkeit, die Körperbewegung. Beim Menschen steigt durch anstrengende körperliche Arbeit oder durch Laufen, Springen etc. die Eigenwärme um 0,5—1°, bei Pferden um ca. 1°, bei länger dauerndem Traben sieht man Steigerungen bis zu $1\frac{1}{2}$°. Daher sind bei der Krankheit, welche mit fast dauernder Zusammenziehung der Körpermuskeln einhergeht, beim Starrkrampf (Tetanus), die höchsten Temperaturen beobachtet worden, beim Menschen und Hunde bis zu 44°, beim Pferd sogar bis zu 44,5°. Sind schon Temperaturen von 43° lebensgefährlich, so tritt bei 44° stets der Tod innerhalb sehr kurzer Zeit ein. Umgekehrt sinkt während des Schlafes, also bei möglichster Muskelruhe, zugleich mit der Puls- und Athemfrequenz und der Grösse der CO_2-Exhalation auch die Eigenwärme. Auch die Thätigkeit der Drüsen und Muskeln des Darmcanals bei der Verdauung geht nach Zuntz und v. Mering mit Steigerung (der O-Aufnahme und CO_2-Ausscheidung und somit) der Wärmebildung einher, daher rührt z. Th. die Zunahme der Eigenwärme bei der Verdauung (S. 304).

Temperaturtopographie. Nächst der allgemeinen Körpertemperatur interessirt uns die Temperatur der einzelnen Organe und Gewebe, die sog. Temperaturtopographie. Die Blutwärme ist in verschiedenen Gefässprovinzen verschieden; während sie im Aortenblut des Hundes 38,4° beträgt, ist sie in der Pfortader zu 39,4°, in der Lebervene zu 39,8° gefunden worden, in der unteren Hohlvene zu 39,5° und im rechten Herzen zu 38,8°. Dass die höhere Temperatur des aus den grossen Unterleibsdrüsen abfliessenden Blutes nicht nur von der gegen Abkühlung so geschützten Lage dieser Organe, sondern von den in den Drüsen stattfindenden chemischen Umsetzungen abhängt, ergiebt sich aus den Beobachtungen von Cl. Bernard, der bei einem gefütterten Hunde das Blut der Pfortader und Lebervene 2—3° wärmer fand als bei einem hungernden Thiere; bei einem gut gefütterten Hunde betrug einmal die Temperatur in der Lebervene 41,3°, der höchste Werth, der überhaupt beim Hunde beobachtet worden ist. Im rechten Ventrikel ist die Temperatur im Mittel um 0,3° höher, als im linken; nach Heidenhain soll dies durch die directe Anlagerung der hoch temperirten Leber an den rechten Ventrikel bedingt sein, während der linke Ventrikel, rings von Lungengewebe umgeben, mehr der Abkühlung ausgesetzt ist. Die oberflächlich gelegenen Venen des Kopfes und Halses, welche der directen Abkühlung so sehr ausgesetzt sind, zeigen dementsprechend eine sehr niedrige Temperatur, häufig nur 36,5°, die Cruralvene 37,2°.

Da das Blut zu allen Organen fliesst und wiederum von allen Organen abströmt, so sollte man erwarten, dass durch die so be-

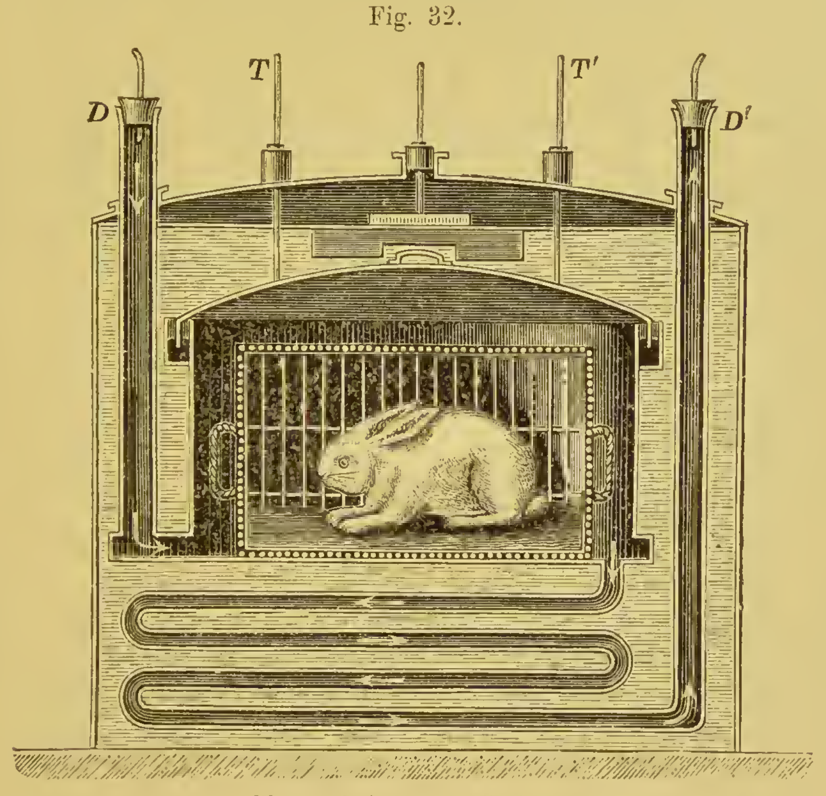
wirkte Wärmeableitung ein Ausgleich der Temperatur der Organe stattfindet. Indess ist dies nicht vollständig der Fall; von den Drüsen ist es seit der Entdeckung C. Ludwig's (1851) an den Speicheldrüsen bekannt, dass ihre Temperatur, sobald die Drüsen energisch arbeiten, um 1—1,5° die des zuführenden Blutes übersteigen kann. Im Uebrigen hängt die Temperatur einer jeden Körperstelle ab von dem Verhältniss der Grösse der Wärmebildung bez. Wärmezufuhr zu der ihres Wärmeverlustes. Es soll deshalb ein jeder dieser Factoren gesondert betrachtet werden; vorweg sei gleich bemerkt, dass die Temperatur der geschlossenen Körperhöhlen: Mastdarm, Scheide, Blase um 0,8—1° die der durch die äussere Haut gebildeten Achselhöhle übersteigt. An der äusseren Haut beobachtet man sogar Temperaturen von 33° bis hinab zu 27° C., auf der Nasenspitze und den Ohrläppchen nach Kunkel bis hinab zu 23° C.

Wärmeausgaben. Aus der Physik ist bekannt, dass die Wärme sich sowohl durch Strahlung als durch Leitung fortpflanzt. Die Wärmeleitung von einem Theil des Körpers zum andern oder von einem Körper zu einem andern, ihn unmittelbar berührenden geschieht nach dem Newton'schen Abkühlungsgesetz, wonach die in der Zeiteinheit übergehende Wärmemenge um so grösser, je grösser der Querschnitt, je kürzer die Bahn, welche die Wärme zu durchstreichen hat, je dichter also der Körper und je grösser endlich die Temperaturdifferenz ist. Dieses Gesetz gilt innerhalb Temperaturen bis 40° C. Man unterscheidet danach gute und schlechte Wärmeleiter; zu ersteren gehören die Metalle, zu letzteren die Körper von mehr lockerer poröser Beschaffenheit: Luft, Holz, Stroh, Wolle, Haare; mittelmässige Wärmeleiter sind die wasserreichen thierischen Gewebe. Die Strahlung unterscheidet sich von der Leitung dadurch, dass dabei die Fortpflanzung der Wärme nicht von Theilchen zu Theilchen stattfindet, sondern durch sinnlich wahrnehmbare Räume hindurch, und zwar erfolgt die Strahlung der Wärme nach denselben Gesetzen wie die Bewegung des Lichtes und in der Regel durch die Luft hindurch, die selbst ein schlechter Wärmeleiter ist. Endlich kann ein Körper Wärme durch Veränderung seines Aggregatzustandes verlieren, wenn er z. B. aus dem festen in den flüssigen oder aus dem flüssigen in den gasförmigen Zustand übergeht, indem hierbei eine gewisse Wärmemenge „latent" wird. Allen diesen Wärmeverlusten ist der Thierkörper dauernd ausgesetzt. Mit jeder Exspiration findet eine Wasserverdunstung von der Lunge aus statt, nicht ständig aber doch häufig wird von der Haut aus in Form des Schweisses Wasser abgedunstet. Fortwährend verliert der Thierkörper durch Strahlung und Leitung von seiner Oberfläche Wärme an die ihn umgebende minder temperirte Luft, und zwar ist dieser Wärmeverlust um so grösser, je grösser die Temperaturdifferenz zwischen der Hautoberfläche und der Atmosphäre ist. Endlich werden nicht ganz uner-

hebliche Wärmemengen dazu verbraucht, um die Einnahmen des Körpers: die Luft, die Speisen und Getränke, die fast durchweg niederer temperirt sind, als der Körper, auf die Körpertemperatur zu bringen. Die Summe aller dieser Abkühlungen ist um so bedeutender, je grösser die Oberfläche des Körpers und der Temperaturunterschied zwischen dieser und der Aussenluft ist, je mehr Wärme also der Körper durch Strahlung, Leitung und Verdampfung verliert. Die Gesammtmenge der von einem Thier abgegebenen Wärme kann man mittels des Calorimeters bestimmen.

Das Wassercalorimeter von Dulong (Fig. 32) besteht aus einem Metallkasten, in den das lebende Thier hineingesetzt wird; dieser Kasten ist von einem grösseren umschlossen und der Raum zwischen beiden mit einer gemessenen Menge Wasser ausgefüllt. Von dem kleineren Kasten geht eine Röhre D ab, welche die Wand des grösseren durchsetzend nach aussen mündet und durch welche das Thier Luft einsaugt. Das die Luft abführende Rohr D′ verläuft in zahlreichen Schlangenwindungen innerhalb der zwischen den Kastenwänden befindlichen Wasserschicht und gibt an letztere ihre Wärme ab; ebenso die Wände des Innenkastens an das Wasser die Wärme, welche das Thier durch Strahlung, Leitung etc. verloren hat. Zur Verhütung der Wärmeabgabe seitens des Aussenkastens an die Luft umgibt man denselben zweckmässiger Weise noch mit einem Mantel und füllt den Zwischenraum zwischen Mantel

Fig. 32.



Wassercalorimeter von Dulong.

und Kasten mit schlechten Wärmeleitern (Werg, Wolle, Haare) aus. Aus der Temperaturzunahme der Wasserschicht von bekannter Menge lässt sich die Wärmeabgabe leicht in Wärmeeinheiten oder Calorien berechnen, indem eine Calorie derjenigen Wärmemenge entspricht, welche erforderlich ist, um 1 Liter (Kilo) Wasser von 0° auf 1° C. zu bringen (S. 302); man bezeichnet diese grosse oder Kilocalorie mit Ca. Für manche Fälle ist es bequemer, als Einheit eine kleinere Grösse zu haben, z. B. die Wärmemenge, welche 1 Grm. Wasser um 1° C. erwärmt, und bezeichnet letztere zum Unterschiede als „kleine oder Grammcalorie" oder ca.

Als genauer und für die Untersuchungen bequemer haben sich die Luftcalorimeter erwiesen, wie sie nach Ch. Richet's und d'Arsonval's Vorgange von I. Rosenthal und Rubner construirt worden sind; hier befindet sich zwischen Innen- und Aussenkasten, anstatt des Wassers, Luft, deren durch die vom Versuchsthier abgegebene Wärme bewirkte Ausdehnung direct gemessen wird; diese Apparate bedürfen einer Graduirung durch eine constante Wärmequelle.

Mittels des Calorimeters lässt sich die Wärmeabgabe des ganzen Thieres für eine bestimmte Zeit ermitteln; um vergleichbare Werthe zu gewinnen, reducirt man sie auf die Körpergewichtseinheit. Nach den (corrigirten) Bestimmungen von Gavarret, Senator, Rosenthal, Rubner u. A. giebt an Wärme ab per Kilo Thier und 1 Stunde:

Pferd	1,3 Ca	Ente	6,0 Ca
Mensch, erwachsen .	1,5 „	Taube	10,0 „
Kind (7 Kgrm.) . . .	3,2 „	Ratte	11,3 „
Hund (30 Kgrm.) . .	1,7 „	Maus	19,0 „
„ (3 Kgrm.). . .	3,8 „	Sperling	34,5 „
Meerschweinchen . .	7,5 „	Grünfinke.	35,7 „

Daraus folgt, dass je kleiner das Thier, um so grösser seine Wärmeabgabe ist. Es ist dies auch leicht zu verstehen. Denken wir uns den Thierkörper in Kugelform, so wissen wir, dass die Oberfläche einer Kugel mit dem Quadrat wächst, während ihr Inhalt mit dem Cubus zunimmt. Eine Kugel, deren Inhalt achtmal so viel beträgt als der einer anderen, hat nur eine viermal so grosse Oberfläche, oder mit anderen Worten: je kleiner die Kugel, um so relativ grösser ihre Oberfläche; je grösser die Kugel, desto relativ kleiner ihre Oberfläche. Das Gleiche trifft für den unregelmässig gestalteten Thierkörper zu; je kleiner das Thier, je geringer sein Körpergewicht, desto grösser ist verhältnissmässig seine Oberfläche, und da die Wärmeabgaben in erster Linie auf Strahlung, Leitung und Verdunstung von der Hautoberfläche zurückzuführen sind, so müssen sie um so höher ausfallen, je kleiner das Thier. Dem entsprechend ist der Wärmeverlust der Ente 4mal, der der Taube 7mal, der des Sperlings sogar 22mal so gross, als der des Menschen. Aus dem nämlichen Grunde ist selbst bei derselben Thier-

species die Wärmeabgabe verhältnissmässig um so grösser, je jünger und kleiner das resp. Thier ist.

Quelle der thierischen Wärme. Da ungeachtet der ständigen Wärmeausgaben der Körper der Säugethiere eine constante Temperatur, gleichviel wo die Thiere leben, bewahrt, so muss nothwendiger Weise in ihm selbst eine Wärmequelle vorhanden sein, welche jenen unablässigen Wärmeverlusten die Wage hält. In der That wird, wie Lavoisier (1777) zuerst scharfsinnig entwickelt hat, die Wärme im Thierkörper selbst erzeugt bei oder besser durch die chemischen Processe, welche sich dauernd in ihm abspielen und welche zum Zerfall der organischen Körper- und der Nahrungsbestandtheile, in letzter Instanz zu Wasser, Kohlensäure, Harnstoff und Schwefelsäure führen. Der Stoffwechsel des Thierkörpers stellt sich in Form von Oxydations- und Spaltungsprocessen dar (S. 293), und dass insbesondere bei ersteren eine reichliche Wärmebildung statthat, ist bekannt. Es ist demnach die thierische Wärme nichts anderes als die Verbrennungswärme der durch den inspirirten Sauerstoff verbrannten Eiweisse, Fette und Kohlehydrate; je mehr Kohlensäure und Wasser gebildet wird, je mehr Eiweiss zu Harnstoff zerfällt, desto grösser ist die Wärmebildung. Da nun diese chemischen Processe sich überall im Thierkörper, nur ihrer In- und Extensität nach variirend, abspielen, so muss nothwendiger Weise überall im Körper Wärme gebildet werden. So viel Wärme bei der Verbrennung einer Substanz ausserhalb des Körpers entsteht, genau ebensoviel muss bei der Oxydation innerhalb des Thierkörpers gebildet werden, und zwar gleichviel ob die Oxydation direct oder erst durch Zwischenstufen hindurch bis zu den Endproducten erfolgt.

So entstehen bei der Verbrennung von

1 Grm.	Wasserstoff zu Wasser . .	34,5 Ca	(nach Favre und Silbermann)
1 „	Kohlenstoff zu Kohlensäure.	8,1 „	„ „ „ „
1 „	Eiweiss	5,8 „	(nach Rubner)
1 „	Eiweiss im Körper (nach Abzug von $^1/_3$ Grm. gebildeten Harnstoff)	4,1 „	„ „
1 „	Zucker	4,1 „	(nach v. Rechenberg)
1 „	Fett	9,5 „	(nach Stohmann).

Ist aber in der That die gebildete Wärme nur die Verbrennungswärme der im Körper stattfindenden chemischen Processe, in erster Linie der Oxydationen, so muss die Grösse der gebildeten Wärme durch die Verbrennungswärme der im Körper zerstörten Bestandtheile gedeckt werden. Während nun die älteren Versuche stets einen Fehlbetrag der aus der Verbrennung der im Körper verbrauchten Stoffe berechneten gegenüber der thatsächlich gebil-

deten Wärmemenge um 25—10 pCt. ergeben hatten, liefern neuere Versuche von Rubner den Beweis dafür, dass die Verbrennungswärme der im Körper oxydirten Stoffe, aus der exspirirten Kohlensäure- und Wassermenge sowie aus der ausgeschiedenen Harnstoffmenge berechnet, die in der gegebenen Zeit vom Thier thatsächlich gelieferte Wärmemenge hinreichend genau deckt.

Eine nicht unbeträchtliche Wärmemenge entsteht im sonst ruhenden Thierkörper durch Umsetzung von mechanischer Arbeit in Wärme. Die mechanische Arbeit des Herzens, welche den Blutkreislauf unterhält, wird zum grössten Theil durch die Widerstände innerhalb des Kreislaufes consumirt (S. 63) und erscheint in Gestalt von Wärme wieder; die mechanische Arbeit des Herzens, deren Gesammtgrösse (S. 67) für den Menschen 45576 mk = 107 Calorien (S. 302), und für das Pferd 75686 mk = 178 Ca betragen mag, kommt dem Körper als Wärmeeinnahme zu Gute. Dasselbe trifft für die Respirationsarbeit (Leistung der Athemmuskeln) zu.

Grösse der Wärmebildung. Ein erwachsener Mensch von 70 Kgrm. producirt nach einer Berechnung von v. Helmholtz (1846) in 24 Stunden etwa 2400 Wärmeeinheiten; diese Wärmemenge würde ausreichen, um seinen Körper (die specifische Wärme desselben im Mittel zu 0,83 angesetzt) von 0^{0} auf 40^{0} C. zu erheben. Nach Gavarret bildet ein Pferd von 412 Kgrm. in 24 Stunden 12000 Wärmeeinheiten; diese Wärmemenge reicht aus, um den Körper des Pferdes von 0^{0} auf $36{,}5^{0}$ C. zu bringen. Da nun die Temperatur des Säugethierkörpers sich constant erhält, so muss ebensoviel Wärme, als gebildet worden, auch zu Verlust gehen. Es verliert also der Mensch in 24 Stunden 2400, das Pferd rund 12000 Wärmeeinheiten. Wie vertheilt sich nun diese Wärmeabgabe auf die einzelnen Posten, wie gestaltet sich die Wärmebilanz der Säugethiere? Es lässt sich berechnen, dass auf Strahlung, Leitung und Wasserverdunstung von der Körperoberfläche rund 80 pCt., auf Verdunstung von den Lungen ca. 13 pCt. des Wärmeverlustes entfallen; der Rest von 7 pCt. vertheilt sich auf die Abgaben behufs Erwärmung der Athemluft, der Speisen und Getränke auf Körpertemperatur. Diese Bilanzaufstellungen gelten, ebenso wie die Schätzung der Grösse der Wärmebildung nur für den ruhenden Menschen resp. das ruhende Pferd.

Wärmebilanz für den ruhenden Menschen:

1. Wärmeeinnahmen.

Kostmaass (S. 270)	100 Grm. Eiweiss	410 Ca
	100 „ Fett	950 „
	250 „ Kohlehydrate.	1025 „
in Wärme übergehende Herzarbeit		107 „
Respirationsarbeit (nach Zuntz 13000 mk) . .		78 „
		2570 Ca

2. Wärmeausgaben.

Zur Erwärmung der Speisen und Getränke . .	100 Ca
„ „ „ Athemluft (zu 10° C. angenommen)	100 „
500 Grm. Wasser, von den Lungen verdunstet .	300 „
Strahlung, Leitung und Wasserverdunstung von der äusseren Haut	2000 „
	2500 Ca

Vertheilung und Ausgleichung der Wärme. Die chemischen Processe, welche die Quelle der thierischen Wärme sind, verlaufen in den verschiedenen Organen und Geweben mit wechselnder Lebhaftigkeit, ziemlich intensiv schon in den Drüsen (S. 305) und noch viel intensiver, wie wir sehen werden, in den Muskeln bei deren Thätigkeit; wenn nun ungeachtet dessen im Innern des Thierkörpers die Temperatur nur wenig variirend gefunden wird, so rührt dies daher, dass das zu allen und von allen Organen strömende Blut vermöge seiner grossen Strömungsgeschwindigkeit (die Umlaufszeit des Blutes beim Menschen ist zu 23 Secunden berechnet [S. 59]) die Temperatur mehr oder weniger zur Ausgleichung bringt; je mehr Blut in der Zeiteinheit ein Organ durchsetzt, desto wärmer erscheint dieses ceteris paribus, weil ein desto reichlicherer Ersatz für die beständigen Wärmeverluste stattfinden kann. Am meisten Wärme gibt die äussere Haut ab, deren Wärmebildung selbst nur gering ist; daher findet man, obwohl ihr stets reichlich Wärme von dem sie durchströmenden und aus dem Körperinneren herkommenden Blut zugeführt wird, auf der Haut die geringste Temperatur, die unter Umständen bis zu 15° C. weniger, als die der geschlossenen Körperhöhlen und des Blutes betragen kann (S. 306). Zwischen dieser relativ kalten „Rindenschicht" und dem Inneren, von Rosenthal treffend „Kern des Thierkörpers" genannt, in dem sich die höchste und eine fast constante Temperatur findet, liegt eine schmale intermediäre Zone, in der die Temperatur von aussen nach innen ansteigt. Die Temperaturdifferenz zwischen Rindenschicht und Kern ist um so grösser, je geringer die Circulationsgeschwindigkeit, und umgekehrt.

Regulation der Eigenwärme. Die Lebensprocesse bei den Homoiothermen können nur bei constanter Temperatur oder bei Schwankungen derselben innerhalb sehr enger Grenzen stattfinden. Nun schwankt aber die Temperatur des Mediums, in dem sie leben, die der Luft innerhalb weiter Grenzen auf und ab, es wird sonach auch ihre Wärmeabgabe beträchtlichen Schwankungen unterworfen sein. Es fragt sich daher, welche Vorkehrungen sind im Organismus zum Schutz gegen die erhöhte und erniedrigte Aussentemperatur getroffen? A priori sind drei Möglichkeiten denkbar: entweder der vermehrten oder verminderten Wärmeabgabe passt sich die Wärmeproduction genau an, oder die letztere bleibt mehr oder weniger unverändert, und es kommt die Wärmeconstanz durch Regu-

lation, durch entsprechende Modificirung der Wärmeabgaben zu Stande, oder endlich es ändern sich beide Factoren. Thatsächlich werden zunächst die Wärmeabgaben seitens der äusseren Haut, welche rund $^4/_5$ des gesammten Wärmeverlustes bilden (S. 310), beschränkt bez. gesteigert und erst, wenn diese Regulation nicht ausreicht, die Wärmeproduction herabgesetzt bezw. vermehrt. Die zunächst stärkere Abkühlung der Hautoberfläche bei erniedrigter Aussentemperatur ist mit einem subjectiven Frostgefühl verbunden, welches von der Haut ausgeht, deren an die Haarbälge sich ansetzenden (S. 248) glatten Muskelfasern, Mm. arrectores pili, sich infolge der Kälte zusammenziehen und damit die Haut straffer machen, das Volumen der Haut verringern. Ausserdem contrahiren sich die kleinen Blutgefässe der Haut, es fliesst durch die Haut in der Zeiteinheit eine erheblich geringere Blutmenge, und damit ist die wärmeabgebende Oberfläche verringert, es wird weniger Wärme nach aussen abgegeben. Ferner stockt bei Kälte die Schweissabsonderung und die Wasserverdunstung von der Haut, welche sonst erhebliche Wärmemengen bindet, latent macht. Die Einschiebung des Panniculus adiposus, einer schlecht wärmeleitenden, isolirenden Schicht zwischen die Haut und das Körperinnere beschränkt, wie schon C. Bergmann hervorgehoben, die Wechselwirkung zwischen beiden vorzugsweise auf das circulirende Blut; in dieser Weise wirkt noch stärker das bis zur Unförmlichkeit des Körpers entwickelte Fettpolster bei den Eskimos und Lappen. Die Wärmeabgabe von der Haut wird noch dadurch herabgesetzt, dass die Thiere im Winter eine dichtere Kleidung anlegen, sich mit schlechteren Wärmeleitern umgeben. Der Mensch kleidet sich bei Kälte wärmer, er legt die Wärme schlecht leitende Wollstoffe an, bei den Thieren werden zum Winter die Haare, der Pelz resp. die Federn dichter. Diese schlechten Wärmeleiter spielen dadurch eine Rolle, dass an der Haut gewissermassen eine stehende Luftschicht, nach v. Pettenkofer von 25—30° C., erzeugt wird, welche die Abkühlung in gleicher Weise beschränkt, wie die stehende Luftschicht zwischen den Doppelfenstern die Abkühlung unserer Wohnräume. Soll dieser Schutz aber wirksam sein, so müssen Haut, Haare oder Federn trocken sein; wird der Pelz nass, so hört der Schutz auf. Bei den in Wasser lebenden Säugern (Flossenfüsser und Walthiere), denen der Pelz in dieser Hinsicht gar nichts nützen würde, tritt das Unterhautfettgewebe in um so reichlicherer Entwicklung auf und dient hier als ein wirksames Mittel zur Beschränkung der Wärmeableitung. Indessen scheint auch dieser durch Bedeckung bez. durch das Fettpolster der Haut gelieferte Schutz gegen Abkühlung bei sehr starker Differenz zwischen Haut- und Aussentemperatur nicht auszureichen, die Wärmeabgabe nach aussen steigt an, und zur Erhaltung der Temperaturconstanz muss nun auch die Wärmebildung dem entsprechend zunehmen. Infolge der gesteigerten Zersetzung und Oxydation im Körper macht sich ein stärkeres Nahrungsbedürfniss geltend; instinktiv nehmen die Menschen

im Winter mehr Fettspeisen zu sich; die Fette sind ausgezeichnete Wärmebildner, indem ihre Verbrennungswärme fast 2½mal so gross ist, als die der Eiweisse (bis zu Harnstoff) und Kohlehydrate (S. 309). Endlich tritt bei Kälte nach A. Löwy auf dem Wege des Reflexes Muskelzittern und Muskelspannung auf, auch bewegen sich die Thiere in der Kälte lebhafter als bei warmer Aussentemperatur; dass der Muskel bei seiner Contraction, welche gleichfalls mit Vermehrung der CO_2-Bildung einhergeht, der Herd einer beträchtlichen Wärmebildung ist, werden wir später des Näheren betrachten (S. 341). Aber abgesehen von der mit der Muskelbewegung und Muskelspannung verbundenen gesteigerten Wärmebildung wirkt nach Zuntz und Pflüger, zumal bei kleineren Säugern (S. 278), die Kälte als Reiz auf die Hautnerven; infolge davon kommt es auf nervösem Wege zu einer Steigerung der chemischen Processe im Muskel und damit auch zu vermehrter Wärmebildung (vergl. die Physiologie des Rückenmarks).

Steigt die Aussentemperatur, so erschlaffen die Muskelfasern der Haut, die Blutgefässe der Haut erweitern sich, es findet nun seitens des reichlicher zuströmenden Blutes eine erhöhte Wärmeabgabe statt. Die Haut wird feucht, die Schweissdrüsen beginnen zu secerniren, weiterhin bricht profuser Schweiss aus, der Schweiss verdampft und macht eine grosse Wärmemenge latent. Es kommt in erster Linie der Schweisssecretion eine bedeutsame Rolle für die Regulation der Eigenwärme zu. Je heisser und trockner die Luft, desto mehr Schweiss wird abgesondert und desto mehr Wärme wird durch den verdunsteten Schweiss dem Körper entzogen. Ferner legt der Mensch bei hoher Aussentemperatur leichtere und durchlässigere Kleidung an und bevorzugt die helleren Kleiderstoffe, weil diese weniger Wärmestrahlen aufnehmen als die dunkeln oder gar schwarzen. Mit Beginn der wärmeren Jahreszeit verlieren die Thiere ihr dichtes straffes Winterhaar. Abgesehen von der so bewirkten Steigerung der Wärmeabgaben des Körpers nimmt auch die Wärmebildung ab: das Nahrungsbedürfniss ist geringer, in heissen Klimaten nehmen die Menschen weniger Fett zu sich, auch verhalten sich Menschen und Thiere bei hoher Aussentemperatur möglichst ruhig und bilden bei geringerer Muskelthätigkeit auch weniger Wärme. Endlich wird bei hoher Aussentemperatur auf nervösem Wege die Wärmebildung in den Muskeln herabgesetzt.

Grenzen der Wärmeregulation. Die eben geschilderte Regulation besteht indess nur innerhalb gewisser Grenzen nach oben und unten. Schon der Aufenthalt in einem Medium, dessen Temperatur der des Körpers nahe kommt, also von ca. 37—40° C. führt zu grossen Beschwerden, besonders wenn die Luft für ihre Temperatur feucht d. h. mit Wasserdampf nahezu gesättigt ist. Alsdann kann der Thierkörper weder durch Strahlung noch durch Leitung noch durch Verdunstung Wärme abgeben, es steigt somit

seine Eigenwärme und zwischen 43 und 44° C. tritt bei sehr gesteigerter Puls- und Athemfrequenz (Wärmedyspnoe) der Tod unter Krämpfen ein. Treten zu der Steigerung der Eigenwärme infolge hoher Umgebungstemperatur noch andere wärmebildende Einflüsse wie starke Muskelaction oder Behinderung der Wärmeableitung von der Haut infolge zu starker Bekleidung, so können Temperatursteigerungen bis zu 44° C. und zumeist der Tod eintreten, wie beim Hitzschlag (Sonnenstich), der Arbeiter auf freiem Feld oder Soldaten auf dem Marsche befällt.

In einem Dampfbad von 60° starben Katzen und Kaninchen nach 4 Stunden, in heisser Luft von 80° Hunde schon nach 1/2 Stunde. Aber auch zu grosse Kälte wirkt infolge der allzu reichlichen Wärmeabgabe, die nicht durch eine entsprechende Steigerung der Wärmeproduction compensirt wird, auf Säugethiere deletär. Durch Eintauchen in Eiswasser kann man im Laufe von wenigen Stunden die Temperatur von Thieren bis auf 20° C. herabsetzen, dann erlischt die Athmung; bringt man, wenn die Temperatur auf 25° gesunken ist, die Thiere in höhere Temperaturen, so können sie, zumal bei Unterhaltung künstlicher Athmung, allmälig ihre Eigenwärme wiedererlangen. Aufenthalt in kalter Luft wird von den Thieren besser vertragen, als im gleich temperirten kalten Wasser, weil dieses, ein besserer Wärmeleiter als die Luft, schneller und reichlicher Wärme entzieht als die kalte Luft.

Nach Bedecken der ganzen Hautoberfläche oder des grössten Theils der Haut, bei dem sog. Ueberfirnissen der Haut hat man bei Warmblütern zumeist tödtlichen Ausgang gesehen; dass der Ausfall der Hautathmung bez. die Retention hypothetischer (nicht nachgewiesener) schädlicher Stoffe infolge unterdrückter Hautathmung nicht die Ursache des Todes sein kann, ist bereits berührt worden (S. 98). Rosenthal und Laschkewitsch haben gezeigt, dass bei theilweiser Firnissung der Hautoberfläche die darunter liegenden Hautgefässe stark erweitert sind und nun in kalter Umgebung bedeutend mehr Wärme abgeben als gleich grosse ungefirnisste, daher sinkt die Körpertemperatur allmälig tiefer und bei 20° tritt der Tod ein. Wurde der übermässige Wärmeverlust der gefirnissten Kaninchen durch Umhüllen derselben mit schlechten Wärmeleitern (Watte) verhütet, so sank die Eigenwärme nicht und die Thiere blieben am Leben; ebenso wenig zeigen sich abnorme Erscheinungen, wenn man solche Thiere in einem auf 20—25° C. temperirten Raum hält. Nach Ellenberger und Hofmeister sollen Schweine, Hunde und Pferde nach Lackiren der halben Körperoberfläche nur vorübergehend Temperaturerniedrigung und Mattigkeit zeigen, aber am Leben bleiben.

Nach Verletzungen des Rückenmarks und verschiedener Hirntheile (Pons, Pedunculi, Gross- und Kleinhirn) hat man bald Steigerung, bald Sinken sowohl der Gesammttemperatur als der localen Temperatur gesehen, die nach Rosenthal auf vasomotorische Einflüsse d. h. Erweiterung bez. Verengerung der Gefässe und dadurch bedingte gesteigerte bez. verringerte Wärmeabgabe zurückzuführen ist; an dem Sinken der Temperatur nach Rückenmarksdurchschneidung mag zum grossen Theil auch der Ausfall der hauptsächlichsten Quelle der Wärmeproduction, der Muskelbewegungen Schuld sein. Ein directer Einfluss auf die Wärmeproduction ist von Ott sowie von Aronsohn

und Sachs nur nach Läsionen des Streifenhügels und des basalen Marklagers nachgewiesen.

In verschiedenen, mit bedeutenden Temperatursteigerungen einhergehenden Krankheiten, namentlich beim Starrkrampf (Tetanus) und bei Infectionskrankheiten, ist unmittelbar nach dem Tode ein schnelles Ansteigen der Temperatur beobachtet worden bis zu 45,4° C., dem höchsten, bei einem an Tetanus verstorbenen Menschen 1 Stunde nach dem Tode von Wunderlich gefundenen Werthe, die sog. postmortale Temperatursteigerung; es beruht dieselbe auf einer Fortdauer der Wärmebildung noch während einer gewissen Zeit nach dem Tode, wahrscheinlich ist auch die nach Fick und Schiffer mit der Todtenstarre der Muskeln resp. mit der Gerinnung des Blutes verbundene Wärmeentwickelung dabei betheiligt. Andererseits ist infolge der sistirten Blutcirculation eine der wesentlichsten Quellen der Abkühlung des Körpers beträchtlich herabgesetzt; der todte Körper muss daher bedeutend weniger Wärme verlieren als der lebende, in welchem der Blutkreislauf lebhaft vor sich geht, endlich fällt auch der Wärmeverlust an die Luft in den Lungen und durch Wasserverdunstung fort.

Winterschlaf. Unter den Säugethieren haben zeitweilig inconstante Körpertemperatur: Murmelthier, Siebenschläfer, Haselmaus, Igel, Hamster, brauner Bär, Dachs, Ziesel, Fledermaus. Sie verfallen bei niederer Aussentemperatur (+5 bis −8° C.) in einen lethargischen Schlaf, den sog. Winterschlaf. Die Zahl der Athemzüge beträgt beim Murmelthier 5—8, bei der Haselmaus 9—10, und auch die Herzthätigkeit ist dementsprechend verlangsamt, ihre Frequenz beträgt 24—36 in der Minute. Bei der Aussentemperatur von 1° beträgt die Eigenwärme derselben nur 3—5°, sodass sie sich ganz kalt anfühlen. Während des Winterschlafs nehmen diese Thiere keine Nahrung zu sich; ihre Sauerstoffaufnahme ist nach Regnault und Reiset auf $^1/_{25}$ derjenigen O-Menge reducirt, welche während des Wachens die normale ist, und von diesem aufgenommenen Sauerstoff erscheinen höchstens $^3/_5$ in der ausgeschiedenen CO_2 wieder, der respiratorische Quotient (S. 80) beträgt nur 0,4 bis 0,58. Da bei der niedrigen Eigenwärme der Thiere ein nur ausserordentlich geringer Verlust von Wasser in Dampfform stattfindet, nehmen die Thiere noch an Gewicht zu, indem sie $^1/_2$—$^3/_5$ des aufgenommenen Sauerstoffs im Körper aufspeichern. Im Frühjahr erwachen sie abgemagert, mit verzehrtem Fett. Ebenso erwachen Winterschläfer, sobald die Temperatur der Umgebung erhöht wird, oder durch äussere Reize aller Art. Mit dem Erwachen steigt ihre Körperwärme schnell an und erreicht binnen wenigen Stunden das Maximum, wie vor dem Einschlafen.

Wärmebildung bei Arbeitsleistung. Alle unsere bisherigen Betrachtungen über den Wärmehaushalt des Thierkörpers galten nur für den Fall des (abgesehen von der zur Unterhaltung des Lebens erforderlichen Thätigkeit der Athem- und Herzmuskulatur) ruhenden Säugethierkörpers, in welchem also fast die gesammte Verbrennungswärme der Ingesta resp. des zersetzten Körpermaterials auch als Wärme auftritt. Wenn nun der Thierkörper äussere mechanische Arbeit leistet, so wird nach dem Gesetz von der Erhaltung der Kraft (S. 302) ein Theil dieser Verbren-

nungswärme in mechanische Arbeit verwandelt. Für die der thierischen Maschine in mancher Hinsicht ähnlichen Verhältnisse unserer Dampfmaschinen hat es sich ergeben, dass theoretisch höchstens $^1/_8$ der dem Kesselwasser mitgetheilten Wärme in Arbeit verwandelt werden kann, $^7/_8$ gehen als freie Wärme unbenutzt fort. Erheblich günstiger als die Dampfmaschinen ist in dieser Beziehung der Thierkörper angelegt, da dieser nach Fick und Zuntz 30, in maximo 40 pCt. seiner Verbrennungswärme in Arbeit umsetzen kann. Verrichtet der Körper Arbeit, so sind auch seine Wärmeeinnahmen erheblich vergrössert, wie schon aus der Zunahme der CO_2-Aushauchung und der Eigenwärme bei der Muskelthätigkeit hervorgeht. Eingehender werden wir uns hiermit bei der Lehre von den chemischen Umsetzungen und der Wärmebildung im thätigen Muskel zu beschäftigen haben.

2. Physiologie der Bewegungen.

Die verschiedenen Formen von Bewegungen, die wir im Thierreich antreffen, lassen sich, wenn wir von der Molecularbewegung absehen, im Wesentlichen in drei Gruppen bringen: die Protoplasmabewegung, die Flimmerbewegung und die Muskelbewegung.

Robert Brown beobachtete zuerst die Molecularbewegung, welche feine aufgeschwemmte Theilchen (Zinnober, Kohlenpulver) in tropfbaren Flüssigkeiten unter dem Mikroskop zeigen. Auch die im Inneren lebender Zellen in klarer Flüssigkeit schwimmenden Körnchen, so der Speichel-, Schleim- und Eiterkörperchen lassen eine Molecularbewegung erkennen. Hier handelt es sich nur um Strömungen in der Flüssigkeit, durch welche die in ihr schwimmenden leichten Theilchen fortgerissen werden, also um rein passive Bewegungen.

Protoplasmabewegung. Bei den niedersten organischen Wesen, den Protozoën, welche nur aus Klümpchen einer gallertartigen Masse, Protoplasma, bestehen, in dem häufig noch ein bläschenförmiger Kern zu erkennen ist, findet sich wie in den Pflanzenzellen die sog. Protoplasmabewegung. Die Veränderung des Protoplasma würde man an und für sich, da dieses homogen und durchsichtig ist, nicht erkennen; vielmehr sind es nur die Körnchen im Innern, aus deren Bewegung man die des Protoplasma erschliesst. Zu jenen Thieren gehören die Rhizopoden, Myxomyceten und Polythalamien; die bekanntesten von ihnen sind die Amoeben. Die letzteren, welche an Umfang die weissen Blutzellen um ein Vielfaches übertreffen, sieht man, neben der ebenfalls wahrnehmbaren Körnchenbewegung im Innern, einzelne Fortsätze hervorstrecken, die nach und nach sich verlängern, verdicken, einen grossen Theil des Protoplasma in sich aufnehmen und so eine

Ortsverschiebung des Zellleibs bewirken; dann werden die Fortsätze auch wieder eingezogen, an anderen Stellen neue vorgeschoben u. s. f. Bei den beschalten Rhizopoden z. B. den Gromien sitzt das Thier im Innern einer zarten kalkhaltigen Hülle und tritt mittels feiner Fortsätze, der sog. Scheinfüsse oder Pseudopodien, durch eine bis zahlreiche Oeffnungen der Schale mit der Aussenwelt in Verkehr. Ausser diesen kriechenden Ortsbewegungen sieht man jene Thiere Fortsätze über (in dem umgebenden Wasser suspendirte) Pigment- und Fetttröpfchen ausstrecken und mit Hülfe derselben in ihr Inneres aufnehmen, „fressen". Höhere Temperaturen bis zur Blutwärme hinauf beschleunigen nach M. Schultze die Bewegungen, über 50° C. hinaus sistirt die Bewegung, das Eiweiss des Protoplasma gerinnt. Die ganz analogen Bewegungen, welche die weissen Blutkörperchen zeigen (S. 21), bezeichnet man deshalb als amöboid.

Dem Chamaeleon (einer etwa 1/2 Mtr. langen Eidechse) kommt die Eigenschaft zu, unter gewissen Bedingungen seine Farbe zu ändern. Brücke hat diese Erscheinung auf die Protoplasmabewegung, welche die in seiner Haut gelegenen Pigmentzellen zeigen, zurückgeführt. Durchschnitt er diesen Thieren eine Anzahl von Hautnerven, so änderte sich die Hautfarbe; noch schärfer ist durch Biedermann's Versuche der Einfluss des Nervensystems auf diese besondere Art von Protoplasmabewegung sicher gestellt. Endlich sollen auch die Zellen des fibrillären Bindegewebes und der Hornhaut Protoplasmabewegung zeigen.

Das Protoplasma besteht, wie jede thierische Zelle, aus Wasser, Eiweiss, Kohlehydrat (Glycogen), Fett (Fettkörnchen, Spur von Cholesterin und Lecithin), endlich Salzen (Natrium und Kalium in Verbindung mit Chlor und Phosphorsäure).

Bei den niedrigsten pflanzlichen und thierischen Wesen, so den in neuester Zeit als Erregern von Fäulniss und insbesondere ansteckender Krankheiten (Milzbrand, Rückfallfieber, Cholera u. A. vielgenannten und studirten Schizomyceten oder Spaltpilzen, den Bacterien, sehr kleinen stäbchenförmigen Körperchen, welche, meist in Haufen gelagert, sich schneller oder langsamer zitternd bewegen, ist es schwer zu unterscheiden, ob man es mit selbstständiger Bewegung zu thun hat. Bei manchen von diesen sind neuerdings feinste Flimmern oder Wimpern dargestellt worden, daher es sich in diesen Fällen wohl um Flimmerbewegung handelt.

Flimmerbewegung (Wimper-, Cilienbewegung). Obwohl die Erscheinung, dass in der Nähe von thierischen Schleimhäuten z. B. Kiemen von Muscheln lebhafte Bewegung an diese grenzender Theilchen stattfindet, schon seit Jahrhunderten bekannt ist, haben doch erst Purkinje und Valentin (1834) den Urquell dieser Bewegung in einer unermesslichen Zahl von Härchen entdeckt, welche man unter dem Mikroskop in lebhaft wogender Bewegung sieht, wie wenn der Wind über ein von der Sonne beleuchtetes Aehrenfeld streicht. Alle Härchen schlagen nach der nämlichen Richtung; die dadurch erzeugte Bewegung der Flüssigkeit ist auch erst an

feinen, in der Flüssigkeit suspendirten Körnchen, welche nach Engelmann mit einer Schnelligkeit von 0,1—0,5 Mm. in der Secunde fortgetrieben werden, zu erkennen. Die ganze Fläche ist mit pyramidalen bis cylindrischen Epithelzellen bedeckt, auf deren Basalfläche die Flimmerhaare und zwar zu je 3—20 an der Zahl aufsitzen; die Länge der Flimmerhaare ist etwa $^1/_{150}$ Mm., beim Schlagen biegen sie sich um 20—50° einwärts. In der Luftröhre des Kaninchens sollen nach angestellten Zählungen 10 Millionen solcher Härchen vorkommen. Im Körper der Säugethiere sind mit Flimmerzellen ausgekleidet: das Innere der knöchernen Nasenhöhle bis zu den Choanen, die Tuba Eustachii, der Aditus glottidis, die Morgagni'schen Ventrikel zwischen den wahren und falschen Stimmbändern, die Luftröhre bis tief hinunter in die Bronchioli (nur die trichterförmigen Enderweiterungen und die Alveolen [S. 82] flimmern nicht). Hier dürften die Flimmern, deren Bewegung kopfwärts gerichtet ist, dazu dienen, den Schleim bis an den Kehlkopf zu befördern, von wo er dann durch einen Hustenstoss ausgeworfen werden kann. Dann flimmern die Ventrikel des Gehirns und der Centralkanal des Rückenmarks, ferner das gefranzte Ende (Fimbrien) und der ganze Eileiter, der Uterus bis zur Mitte des Cervix. Bei den Amphibien flimmert ebenfalls der Gaumen, bei den Fischen ist die Flimmerbewegung äusserst selten. Bei den Wirbellosen: Insecten, Crustaceen u. A. spielt die Flimmerung eine sehr geringe Rolle, die Infusorien sind über und über mit Wimperzellen bedeckt. Eine grosse Anzahl mikroskopischer Thiere und Pflanzen bewegen sich im Wasser mit Hülfe stark entwickelter Flimmern, die hier auch „Geisseln“ genannt werden, so der aus einer chlorophyllhaltigen Zelle bestehende und zwei Geisseln führende Protococcus, die ebenfalls einzellige, zahlreiche Geisseln tragende Schwärmspore, ferner die Mehrzahl der Infusorien (Paramaecium, Stentor) und die Vorticellen; bei diesen sitzt rund um die Mundöffnung ein Wimperkranz, der einen Strudel erzeugt, durch welchen Wasser und in ihm suspendirte feste Theilchen dem Thierchen zur Ernährung zugeführt werden. Auch die Bewegung der Samenkörper ist auf ihren nach Art einer Geissel wirkenden peitschenförmigen Schwanz zurückzuführen. Bei den Säugethieren überdauert die Flimmerbewegung den Tod des Individuums noch 1 bis mehrere Tage. Da ferner die abgekratzten Wimperzellen die Flimmerung zeigen, endlich auch nervenerregende wie -lähmende Gifte (Strychnin; Opium, Curare) auf die Flimmerung ganz wirkungslos sind, ist diese Art der Bewegung vom Nervensystem unabhängig. Alle Wimpern einer Zelle oder eines zusammengehörigen Zellcomplexes schlagen ausnahmslos nach derselben Richtung, daher auf solche Zellen aufgestreute feine Partikelchen z. B. Kohlenpulver mit vom blossen Auge erkennbarer Geschwindigkeit (0,1—0,2 Mm.) in der Richtung des Wimperschlages bewegt werden, wovon man sich an der Gaumenschleimhaut des Frosches überzeugen kann. Hier hat man auch die Grösse der Arbeitsleistung günstigsten Falles zu 7 Grm.-

Mm. per Quadratcentimeter Flimmerfläche und Minute gefunden (d. h. entsprechend dem Hub von 1 Grm. auf 7 Mm. Höhe). Die wellenartige Fortpflanzung der Bewegung erklärt sich nach Grützner aus dem Umstande, dass der Schlag jeder Zelle als Reiz auf die nächstfolgende, dahinter gelegene einwirkt. Im Durchschnitt schlagen die Wimpern 3—5 Mal in der Secunde. Wärme bis zu 40° C., beschleunigt die Wimperbewegung beträchtlich; bei einer Temperatur unter 10° erlahmt sie und erlischt bei ca. 5° C. Alle chemischen Agentien, welche die organische Substanz der Flimmerzellen verändern, heben die Flimmerbewegung auf, so Säuren, Laugen, Metallsalze, Alcohol, Aether u. A. Ist die Bewegung der Flimmerzellen dem Erlöschen nahe, so gelingt es, wie Virchow gefunden, durch Benetzen mit einer $^1/_4$—$^1/_2$proc. Kali- oder Natronlösung sie von neuem zu beleben. Nur sehr starke electrische Ströme wirken auf die Flimmerbewegung nachtheilig ein.

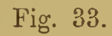
Viel näher der Muskelbewegung steht die Contractilität des Stieles der Vorticellen. Diese sind mittels eines Stieles meist auf den Blättern der sog. Wasserlinsen festgewurzelt. Unter dem Microscop sieht man diese Stiele sich spiralig zusammenziehen und dann allmälig sich wieder gradlinig ausdehnen. Nach Czermak soll man in der hyalinen Hülle des Stieles mehrere gelblich gefärbte und mit Abtheilungen, ähnlich den Muskelquerstreifen, versehene Fäden erkennen; die Spiralform des Stieles soll dadurch zu Stande kommen, dass diese Fäden sich innerhalb der röhrenförmigen Hülle zusammenziehen.

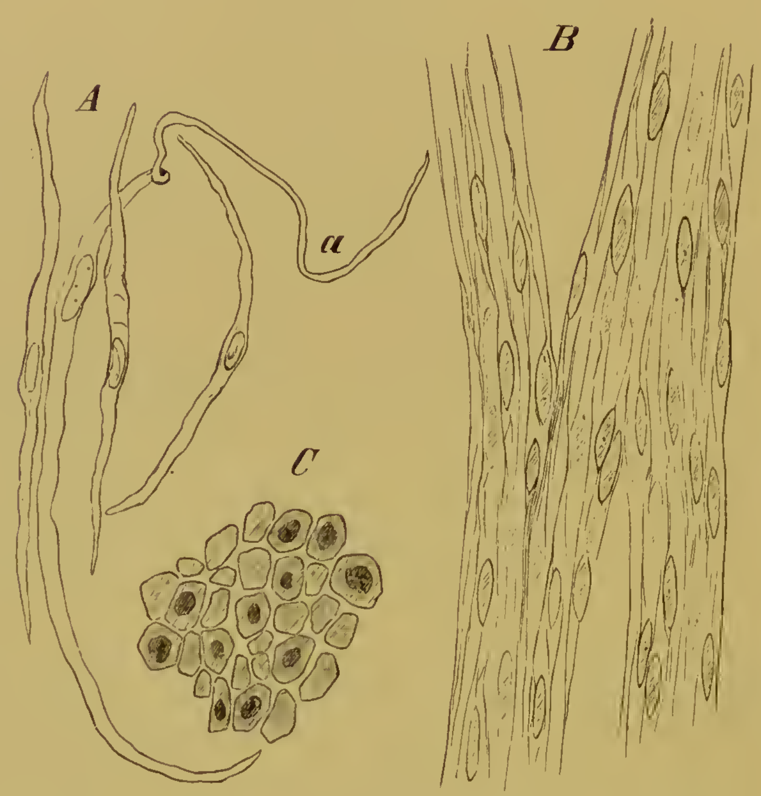
Die bisher betrachteten Bewegungsformen sind gewissermassen nur mikroskopische und zeigen dem entsprechend nur eine winzige Kraft und Ausgiebigkeit. Anders ist dies bei der **Muskelbewegung.**

Die Muskeln der höheren Thiere kommen im Wesentlichen in zwei Formen vor, als glatte und als quergestreifte Muskelfasern. Die ersteren, auch contractile Faserzellen genannt, sind aus spindelförmigen platten Zellen zusammengesetzt (Fig. 33, A), welche fast farblos sind oder schwach in's Gelbliche schimmern. Jede Zelle besteht nach P. Schultz aus einem dichten Bündel von Fibrillen mit körniger Zwischensubstanz, weshalb die glatte Muskelfaser besser als längsgestreifte zu bezeichnen wäre. Der breiteste mittlere Theil der Spindelzelle, an der man eine Zellhülle nicht unterscheiden kann, zeigt einen länglichen stabförmigen Kern; die Enden der darüber und darunter liegenden Zellen greifen so innig in einander ein, dass in mikroskopischen Bildern (B) häufig nur die regelmässig angeordneten stabförmigen Kerne das Gewebe erkennen lassen. Meist bilden sie dünne platte Lagen; nur im Muskelmagen der Vögel und im Uterus, wo die Fasern auch gelbröthlich gefärbt sind, finden sie sich zu Lagen von einem erheblichen Dickendurchmesser entwickelt.

Die Muskelzellen bilden im ganzen Tractus intestinalis dessen muskulöse Wandungen, und zwar von der obersten Brustapertur der Speiseröhre an bis hinunter zum After, theils längs der Wandungen, theils ringförmig angeordnet,

ausserdem sind sie stellenweise in der sog. Muscularis mucosae vorhanden, sie bedingen hier z. B. die Contractilität der Darmzotten (S. 202). Sie finden sich ferner in den Ausführungsgängen der Drüsen, z. B. Schweissdrüsen, in einer continuirlichen Schicht im Ureter, ferner in der Gallenblase und den Gallenwegen, in der Haut (Mm. arrectores pili, S. 248), an einigen Stellen der


Fig. 33.



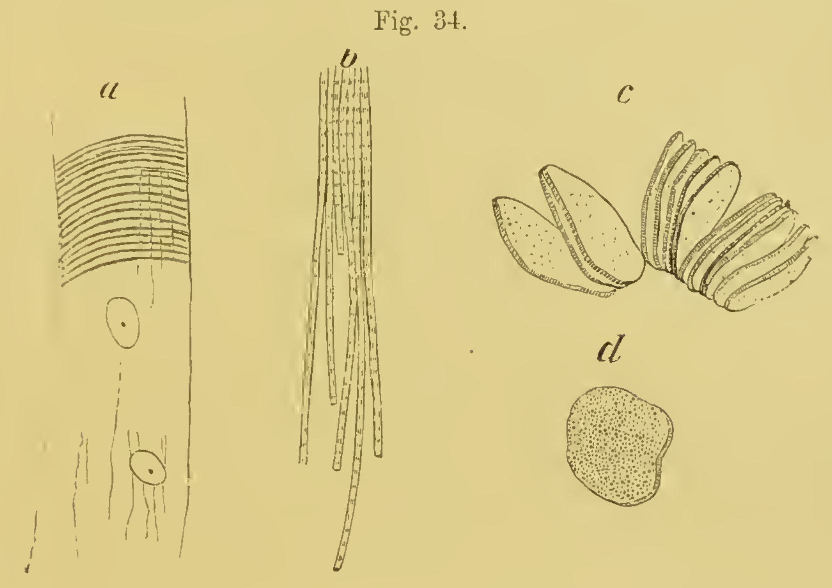
Glatte Muskelfasern. A Isolirte Muskelzellen. B Muskelbündel. C Querschnitt der Muskelzellen.

Haut zu völligen Muskelausbreitungen entwickelt, so in der Tunica dartos des Hodensackes, endlich in den mittelgrossen und kleinen Arterien und in den Venen; hier besteht die mittlere Schicht bei den Arterien vorzugsweise aus ringförmigen, bei den Venen aus längsverlaufenden glatten Muskelfasern (S. 42).

Die quergestreiften Muskeln bilden im Thierkörper die Massen, welche man gemeinhin als „Fleisch" bezeichnet, also die gesammte Musculatur des Skelets; sie sind diejenigen Organe, welche die einzelnen Theile des Skelets gegen einander bewegen und durch welche der thierische Körper befähigt wird, Lasten der Schwere entgegen zu heben, d. h. Arbeit zu leisten. Ausserdem gehört zu ihnen die Musculatur des Herzens und der Zunge. Schon makroskopisch erkennt man in ihnen Bündel, welche häufig die ganze Länge des Muskels durchlaufen, um schliesslich in einem Sehnenbündel zu enden, mittels dessen sich der Muskel an den Knochen ansetzt. Bei Säugern und Vögeln erscheinen die Muskeln in der

Regel tiefroth gefärbt, bei Amphibien weisslichgelb bis gelbröthlich, nur das Kaninchen hat blasse (weisse) und rothe Musculatur. Jeder Muskel besteht aus einzelnen Fasern, von Schwann Primitivbündel genannt; an jedem Primitivbündel (Fig. 34, a) ist die Hülle oder das Sarcolemma und der Inhalt, die eigentlich contractile Substanz zu unterscheiden. Erstere stellt einen wasserhellen structurlosen

Fig. 34.



Quergestreifte Muskelfaser. a Frisch. b Primitivfibrillen. c Muskelscheiben von der Seite, d von der Fläche gesehen.

Schlauch vor, der vermöge seiner Elasticität der Inhaltsmasse bei allen ihren Formveränderungen dicht anliegend bleibt. Der Inhalt zeigt in regelmässigen Abständen abwechselnd hellere und dunklere Streifen, senkrecht auf die Längsrichtung der Fasern; dieser Querstreifung verdanken die Muskeln ihren Namen (in Fig. 34, a ist die Querstreifung nur theilweise wiedergegeben).

Gewisse Macerationsmethoden (30proc. Alcohol, 1proc. Lösung von doppeltchromsaurem Kali) machen die Primitivfaser der Länge nach in äusserst feine perlschnurartige Fäserchen, die sog. Fibrillen (b) zerfällbar. Bei Maceration von Muskelstückchen in sehr verdünnter Salzsäure (0,1proc. HCl) zerfällt die Muskelfaser, den Querstreifen entsprechend, in Querscheiben (c), Bowman's discs, welche von der Fläche gesehen, eine starke Punktirung zeigen (d) d. h. abwechselnd aus dunkeln und hellen Theilchen bestehen. Somit können weder die Fibrillen präformirt sein, noch die Scheiben, vielmehr nur jene dunklen knopfartigen Segmente, welche der Länge nach durch ein Bindemittel zusammengehalten das Bild der perlschnurartigen Fibrille geben und der Quere nach verbunden den disc bilden. Diese letzten dunkel punktirten Elemente bezeichnet man nach Bowman als Fleischtheilchen, sarcous elements, oder ihrer Form entsprechend als „Muskelprismen". Durch die Untersuchung im polarisirten Licht hat Brücke gefunden, dass die von den Fleischprismen aufgebauten dunkleren Zonen das Licht doppelt brechen, anisotrop sind, die zwischen ihnen befindliche helle Lage des Längsbindemittels nur einfach

brechend, isotrop ist. Da nun die frische Muskelfaser einen festweichen oder halbflüssigen Inhalt zeigt, ferner die Streifen selbst sowohl hinsichtlich ihrer Breite als ihrer Entfernung von einander bei demselben Muskel (Insectenmuskel) vielfache Verschiedenheiten zeigen, hat Brücke die Hypothese aufgestellt, dass dem an und für sich homogenen flüssigen Muskelinhalt kleine Körperchen eingelagert sind, welche doppeltbrechend sind „Disdiaklasten". Wo diese in dichter Anhäufung und in regelmässiger Anordnung sich finden, entsteht so der Anblick, als wäre die ganze betreffende Zone doppeltbrechend, während die dazwischen gelegenen Strecken, gar keine oder nur wenige Disdiaklasten enthaltend, einfachbrechend bleiben.

Die genauere Untersuchung der isolirten Fibrillen mittels starker Systeme seitens Krause, Hensen und Engelmann hat zu der Anschauung geführt, dass jede Fibrille aus zahlreichen, säulenartig hinter einander gelagerten Elementen, den „Muskelkästchen" besteht. Ein jedes dieser prismatischen Kästchen hat zwei ebene Endflächen und wird durch eine hellere einfachbrechende Scheidewand, welche das Kästchen halbirt, die „Mittelscheibe", in je ein oberes und ein unteres Fach getheilt. Dieser Mittelscheibe liegen in beiden Fächern die dunkel erscheinenden, doppeltbrechenden Fleischprismen genau an; der übrige Raum jedes Faches bis zu den Endscheiben wird von einer Schicht heller einfachbrechender Substanz ausgefüllt. Da wo die Endflächen der säulenartig gelagerten Kästchen an einander stossen, erscheint die trennende Scheidewand als eine dunklere Linie „Endscheibe". In der ruhenden Muskelfaser liegt also die dunkle contractile Substanz jedes Kästchens stets nur in der Mittelschicht, und zwar die beider Fächer an einander, nur durch die hellere Mittelscheibe getrennt.

An dem Sarcolemma, das man durch Wasserzusatz von dem Inhalt blasig abheben kann, erkennt man nach Zusatz von sehr verdünnter Säure eine Reihe länglich gestellter Kerne (Fig. 34, a); diese sprechen dafür, dass das Primitivbündel einem Complex mehrerer embryonalen Zellen gleichwerthig ist. Die Sehnenfasern sind mit den geschlossenen Enden der Sarcolemmaschläuche durch eine in Kalilauge lösliche Kittsubstanz ausserordentlich fest verbunden.

Verzweigte und verästelte Primitivbündel kommen im Herzen (S. 28) und in der Zunge vor; die ersteren lassen auch kein Sarcolemma erkennen.

Eine gewisse Anzahl von Primitivbündeln wird durch eine Bindegewebsscheide zu secundären Bündeln zusammengefügt, diese wieder zu einem tertiären u. s. f. Man unterscheidet eine äussere, das ganze Muskelgebilde umgebende bindegewebige Hüllenmasse als Perimysium externum von dessen Fortsetzungen nach innen zwischen die secundären Bündel, dem Perimysium internum.

Die chemische Zusammensetzung des ruhenden und des thätigen Muskels weicht sehr von einander ab, daher empfiehlt es sich, sie bei der Thätigkeit des Muskels im Zusammenhang zu betrachten (S. 339). Hier sei nur so viel angeführt, dass die Muskeln etwa 73—80 pCt. Wasser enthalten. Unter den 20—27 pCt. fester Stoffe finden sich 17—21 pCt. Eiweissstoffe, ferner je 1 pCt. Kohlehydrate, Fette und Körper der regressiven Stoffmetamorphose (Kreatin, Xanthin u. A.). Aschebestandtheile enthält der Muskel zu 1,1 bis 1,5 pCt.; und zwar herrschen wie in der Asche der rothen Blut-

körperchen (S. 19), die Kaliverbindungen weit über die Natronverbindungen vor und ebenso die Phosphorsäure über das Chlor; zu über $^2/_3$ besteht die Muskelasche aus phosphorsaurem Kali, demnächst folgt Magnesium- und Calciumphosphat, dann erst Chlornatrium und etwas Eisenoxyd. Die Zusammensetzung des (todten) Fleisches, wie es die Küche erhält, ist oben bei den Nahrungsmitteln gegeben worden (S. 280).

Allgemeine Muskelphysik.

Man unterscheidet am Muskel den Zustand der Ruhe und den der Thätigkeit oder Verkürzung. Um die physikalischen Eigenschaften der Muskeln zu studiren, ist es vortheilhaft, sie von den Knochen abzulösen und für sich zu untersuchen. Die Muskeln der Säuger und Vögel sind hierzu nicht geeignet, weil sie nur allzusehr auf stete Blutzufuhr angewiesen sind. Vielmehr empfehlen sich hierzu solche Thiere, deren Organe eine mehr unabhängige Existenz vom Gesammtorganismus haben, wie die Poikilothermen: Reptilien und Amphibien, sodass die Muskeln noch geraume Zeit nach ihrer Entfernung aus dem Körper die Fähigkeit behalten, sich zu verkürzen; man bezeichnet diesen Zustand als „Ueberleben". Wegen seiner leichten Beschaffbarkeit bedient man sich zumeist des Frosches als Versuchsthier.

Dehnbarkeit und Elasticität des ruhenden Muskels. Die Form des Muskels ist im höchsten Grade veränderlich und biegsam; der Muskel kann mit der grössten Leichtigkeit schon durch geringe Kraft um einen ansehnlichen Theil verlängert, gedehnt werden; der Muskel ist also dehnbar. Als elastisch bezeichnen wir bekanntlich Körper, welche unter Einwirkung äusserer Gewalt, mag diese als Zug-, Torsions- oder Compressionskraft auftreten, ihre ursprüngliche Gestalt verändern und, wenn jene Kräfte zu wirken aufhören, von selbst ihre ursprüngliche Gestalt wieder annehmen; je vollständiger dies geschieht, desto grösser ist die Elasticität des Körpers. Für den Muskel, auf den nur dehnende oder Zugkräfte wirken, ist nur die Dehnungselasticität von Bedeutung.

Für anorganische starre Körper (z. B. elastische Stäbe) ist nach dem Elasticitätsgesetz von Hook und S'Gravesande die Dehnung (d) direct proportional der Länge (L) des gedehnten Körpers und dem dehnenden Gewichte (P) und umgekehrt proportional dem Querschnitt (Q) des gedehnten Körpers. Nun zeigen aber die einzelnen elastischen Körper z. B. Stahl und Glas bei Gleichheit der Dimensionen und der Schwere des dehnenden Gewichtes einen verschiedenen Grad der Dehnbarkeit oder ihrer specifischen Elasticität, der von der substanziellen Natur des resp. Körpers abhängt. Die Zahl, welche aussagt, um wie viel irgend ein Körper von 1 Mtr. Länge und 1 Qu.-Mm. Querschnitt bei einer Belastung von 1 Kgrm. gedehnt wird, heisst Elasticitätscoefficient (α); dieser Factor geht noch in die Rechnung ein, wir erhalten so: $d = \frac{L \cdot P}{Q} \cdot \alpha$. Die organischen Körper z. B. Kautschuck und

Seide werden bei Gleichheit der Dimensionen und des dehnenden Gewichtes um das Vielfache stärker gedehnt, als die anorganischen und starren Körper, ausserdem zeigen sie von diesen auch die Abweichung, dass, wenn das dehnende Gewicht nicht gleich entfernt wird, die Dehnung, wenn auch sehr langsam, noch weiter geht („nachträgliche Dehnung oder Nachdehnung"). Entfernt man das dehnende Gewicht, so schnellen die organischen Körper zwar sofort um ein beträchtliches Stück zurück, erreichen aber nicht sofort ihre ursprüngliche Länge, sondern erst allmälig im Laufe längerer Zeit (nachträgliche Verkürzung" oder besser „Retraction").

Aehnlich wie die organischen Körper zeigt auch der Muskel, wenn er gedehnt wird, in ausgesprochener Weise die Erscheinung der nachträglichen Reckung und Wiederverkürzung. Befestigt man, wie dies zuerst v. Helmholtz (1850) in seiner „Myographion" (Muskelschreiber) genannten Vorrichtung gethan, das obere, noch mit dem Knochen verbundene Ende des Muskels (Fig. 35, S. 325) in einen zangenartigen Arm z, der sich am Stativ a auf und ab verschieben lässt, und verbindet das untere sehnige Ende durch Haken und Schnur mit dem, durch das Laufgewicht g äquilibrirten Doppelhebel h h, der in der Mitte die Wagschale zum Auflegen von Gewichten und am freien Ende einen abwärts gehenden Arm mit der Schreibspitze s trägt, welche gegen eine berusste Glasplatte p lehnt, so sieht man, dass durch ein angehängtes Gewicht der Muskel zunächst sofort um ein beträchtliches Stück gedehnt wird, dass aber auch noch nachher eine langsame und allmälige Nachdehnung statthat; und dass umgekehrt beim Entfernen des Gewichtes ausser der sofortigen Retraction noch eine nachträgliche zu constatiren ist. Um einen Stahldraht von 1 Qu.-Mm. Querschnitt um $^1/_{100}$ seiner Länge zu dehnen, sind 170 Kgrm. Gewicht erforderlich, beim Muskel nur 3—5 Grm. Mithin ist der Elasticitätscoëfficient für den ruhenden Muskel gross. Hängt man dann an den Muskel steigende Gewichte, so wird bei Steigerung der Dehnung um je dasselbe Gewicht der Zuwachs der Dehnung immer kleiner, bis man dann schliesslich an die Dehnungsgrenze kommt. So findet man z. B.

bei Belastung mit	50,	100,	150,	200,	250,	300,	350,	400 Grm.
eine Dehnung von	3,2,	6,	8,	9,5,	10,	10,3,	10,4,	10,4 Mm.

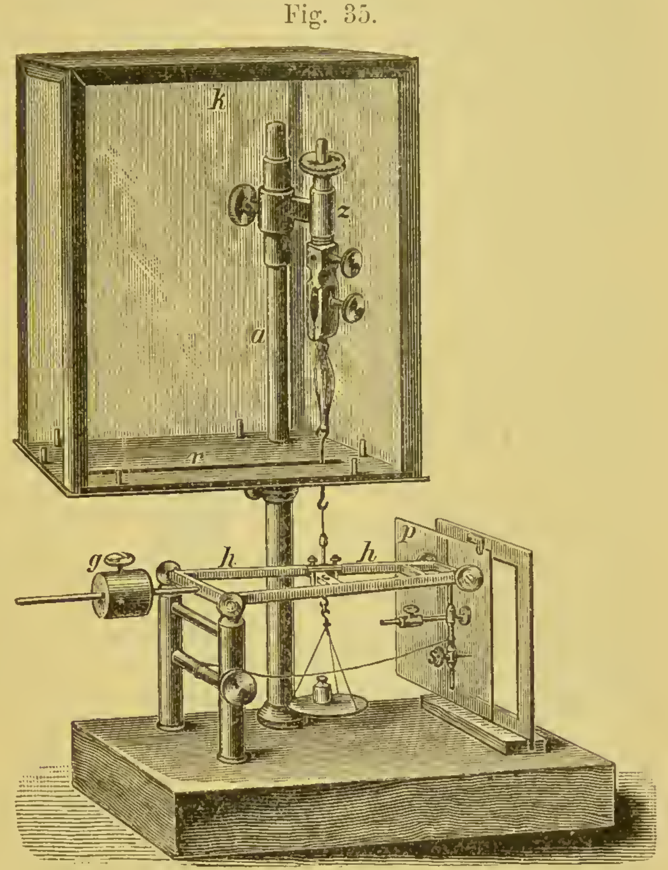
Mit anderen Worten: Die elastischen Kräfte der ruhenden Muskeln leisten den ersten Graden der Dehnung nur einen geringen Widerstand; dieser Widerstand wächst aber sehr beträchtlich, je weiter sie gedehnt werden sollen. Die Elasticität des Muskels ist annähernd vollkommen, da nach Entfernung des dehnenden Gewichtes der Muskel wieder zu seiner ursprünglichen Länge zurückkehrt.

Ist der Muskel längere Zeit durch ein schweres Gewicht gedehnt worden, so kehrt er bei Entfernung des Gewichtes, auch wenn man die nachträgliche Retraction abwartet, nicht mehr zu seiner ursprünglichen Länge zurück,

sondern bleibt ein wenig verlängert, eine Erscheinung, die man als „Ueberdehnung des Muskels“ bezeichnet.

In Pflüger's Myographion, das auch vortheilhaft zur Aufzeichnung von Zuckungshöhen dient, wird die durch einen Rahmen geführte Platte p nach jeder einzelnen Dehnung bezw. Zuckung mit der Hand oder mittels eines Triebes weiter um ein Stück verschoben. Das Tischchen, welches den Schlitz r zur Durchführung des Sehnenhakens bezw. Fadens trägt, ist mit einem Glaskasten k bedeckt, der, auf der Innenfläche mit feuchtem Fliesspapier belegt, den Muskel gegen Vertrocknen schützen soll.

Fig. 35.



Myographion von Pflueger.

Auf der Elasticität der Muskeln beruht eine auch practisch wichtige Erscheinung. Die Muskeln sind nicht in ihrer natürlichen Länge, sondern in einem etwas gedehnten Zustande am Skelet befestigt und üben daher gleich gedehnten und gespannten Saiten einen elastischen Zug aus, so dass sie wie diese in ihre natürliche Form zurückzukehren streben. Dass die Muskeln in dieser gespannten Lage verharren, hat darin seine Ursache, dass verschiedene Muskeln, welche die Glieder in entgegengesetzter Richtung zu bewegen streben, „Antagonisten“, einander das Gleichgewicht halten. Wie nun aber ein ausgedehnter und gespannter Kautschukfaden auf seine natürliche Länge zurückschnellt, sobald man ihn von einem seiner Befestigungspunkte oder mitten durch trennt, ebenso ziehen sich auch die Skeletmuskeln zurück, wenn ihre Sehnen oder sie selbst durchschnitten oder von ihren Befestigungspunkten getrennt werden, wie man dies bei der Sehnendurchschneidung (Tenotomie) und beim Absetzen von Gliedern sieht. Vermöge der elastischen Zugkräfte der Muskeln werden die Gelenkenden mit einer gewissen Kraft gegen einander gepresst, was offenbar zur Festigkeit der Gelenke beiträgt.

Reizarten. Alle diejenigen Einwirkungen, welche den ruhenden Muskel zur Zusammenziehung veranlassen, also ihn in den thätigen Zustand überführen, heissen Reize. So lange der Muskel noch fähig ist, sich auf Reize zusammenzuziehen, ist er erregbar. Unter den Reizen unterscheiden wir, ausser dem physiologischen Reiz, der im lebenden Körper dem Muskel durch den sog. Willen vom Hirn aus auf dem Wege der Nervenleitung zugeht, vier Arten: den mechanischen, den chemischen, den caustischen oder thermischen und den electrischen Reiz.

Jedes Kneipen, Stechen, Schneiden eines Muskels wirkt als mechanischer Reiz. Chemische Einwirkung auf die Muskeln zeigen die Säuren, die Metallsalze und das Glycerin im verdünnten Zustande, ebenso die Alkalien, ferner concentrirte Alkalisalze, die Galle und die gallensauren Salze, endlich nach Kühne Dämpfe von Ammoniak, salpetriger und schwefliger Säure, rauchender Salzsäure und Brom. Thermischen Reiz geben sehr niedere und sehr hohe Temperaturen ab, nach Eckhard Temperaturen, die zwischen — 4 und + 8° und solche, die über 40° C. hinaus gelegen sind; ebenso wirkt Ansengen des Muskels reizend. Allein alle diese Reizarten verändern den Muskel sehr schnell derart, dass durch sie zugleich seine Erregbarkeit herabgesetzt wird und erlischt. Deshalb findet für das Studium des thätigen Muskels vorwiegend der electrische Reiz Anwendung, weil er die Erregbarkeit der Muskeln kaum herabsetzt und weil seine Intensität sich mit vollkommener Sicherheit abstufen lässt.

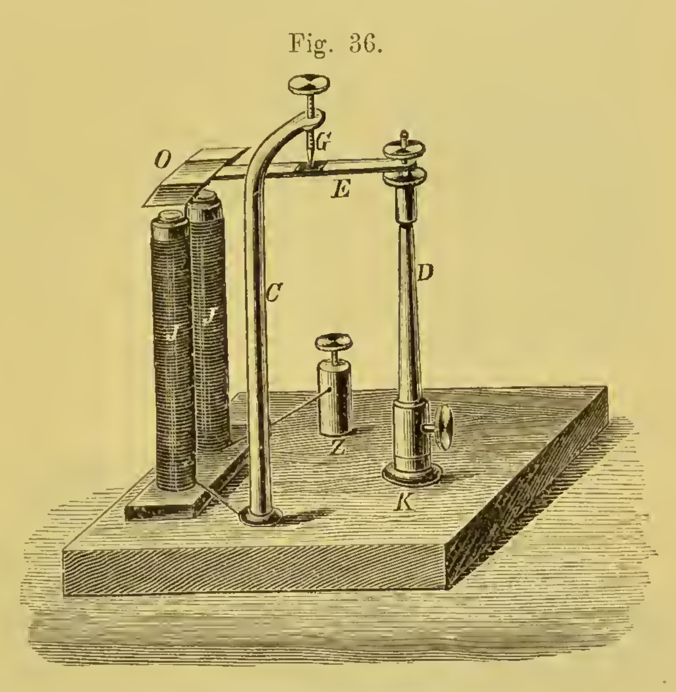
Lässt man durch einen Muskel (Gastrocnemius des Frosches) den Strom einer constanten Kette (z. B. mehrerer Daniell'schen Elemente) hindurchgehen, so sieht man nur im Momente des Kettenschlusses eine Verkürzung, Contraction auftreten, während der ganzen Dauer, wo der Strom durch den Muskel hindurch geht, bleibt er in Ruhe; öffnet man die Kette, so verkürzt sich der Muskel wieder. Eine solche plötzliche einmalige Verkürzung nennt man Zuckung. Der constante Strom vermag also nur beim Entstehen und beim Vergehen eine Zuckung des Muskels zu veranlassen. Nach v. Bezold und Engelmann findet bei Stromschluss Erregung an der Kathode (negative Elektrode), bei Oeffnung an der Anode (positive Elektrode) statt (S. 348). Will man also häufige Zuckungen hinter einander erhalten, so muss der elektrische Strom oftmals unterbrochen und wiederhergestellt werden. Folgen die einzelnen Reize und somit auch die Zuckungen so schnell auf einander, dass die Intervalle kürzer sind, als die Dauer der einzelnen Zuckung, so bleibt der Muskel dauernd contrahirt. Eine solche dauernde Zusammenziehung bezeichnet man, zum Unterschied von der Einzelzuckung, als Tetanus. Zur Erzeugung von Tetanus reichen etwa 10 Unterbrechungen des Stromes in der Secunde aus.

Um Tetanus zu erhalten, benutzt man vortheilhaft Inductionsströme, welche in rascher Aufeinanderfolge durch eine selbst-

thätige Unterbrechungsvorrichtung, wie den Wagner'schen Hammer (Fig. 36) hervorgerufen werden.

Der von Philipp Wagner erfundene magnetische Hammer (Fig. 36) öffnet und schliesst den elektrischen Stromkreis selbstthätig in folgender Weise. In die Messingsäule D ist eine Stahlfeder E eingeklemmt, auf deren Mitte ein Platinplättchen aufgelöthet ist. Gegen dieses Plättchen wird eine Messingschraube G angedrückt, die in der Messingsäule C angebracht ist. J ist ein kleiner mit einer Drahtspirale umwickelter Eisenkern, über dem die Eisenplatte O der Feder E, der sog. Anker schwebt. Wird nun der positive Pol der Kette in die Klemme K, der negative Pol in die Klemme Z eingeschraubt, so geht der Strom von K durch D nach E und durch das Platinplättchen nach G über, weiter durch die Säule C, von da durch die Spirale J und weiter nach Z und zur Kette zurück. Sobald aber der Strom die Spirale J durchsetzt, werden die darin steckenden Eisenkerne magnetisch, ziehen den Anker O an, heben so die Berührung der Feder E mit Schraube G auf und unterbrechen damit den Strom. Sobald aber der Strom in der Spirale J unterbrochen ist, lässt der Magnetismus der Eisenkerne nach, somit schnellt der Anker O wieder zurück, dadurch berührt wieder die Feder E die Schraube G, der Strom ist wiederhergestellt, der Eisenkern wird wieder magnetisch, der Anker O abermals angezogen, dadurch von Neuem der Strom unterbrochen u. s. f. Durch Einstellen der Schraube G kann man den Abstand des Ankers O von den Polen des Electromagneten J und damit die Häufigkeit der Unterbrechungen beliebig variiren.

Fig. 36.

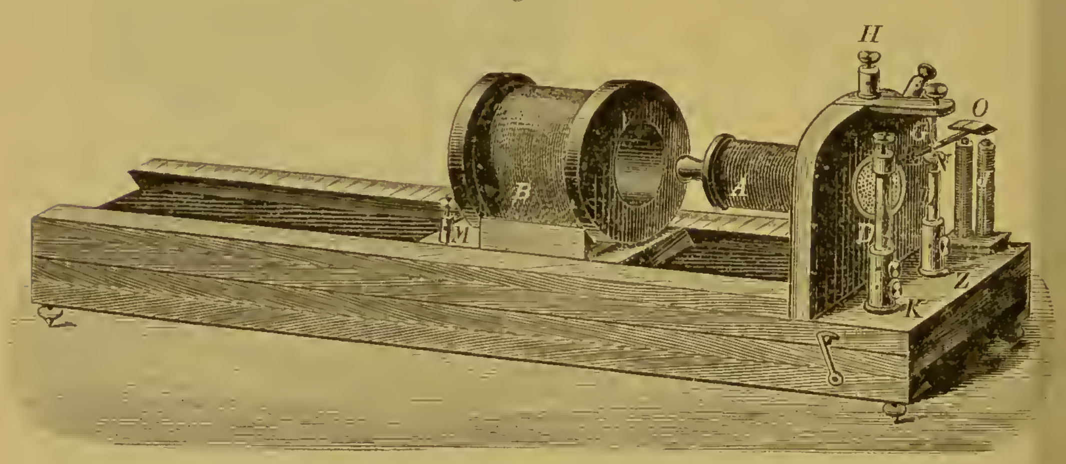


Wagner'scher Hammer.

Für die Erzielung von Tetanus erweist es sich zweckmässig, die fast momentanen Inductionsströme durch den Muskel zu schicken, die durch eine Kette, in deren Kreis der Wagner'sche Hammer eingeschaltet ist, in einer benachbarten Kupferdrahtspirale erzeugt werden. Bekanntlich inducirt ein galvanischer Strom in einem benachbarten geschlossenen Leiter einen Strom von entgegengesetzter Richtung im Momente seines Entstehens, einen gleichgerichteten im Momente seines Aufhörens. Auch der zeitliche Ablauf beider ist ein verschiedener, insofern der Schliessungsinductionsstrom langsam auf seine Höhe steigt und dann langsam wieder abfällt, dagegen der Oeffnungsstrom sehr schnell seine volle Stärke erreicht und ebenso schnell wiederauf-

hört. Eben desshalb sind die Oeffnungsschläge auch von überwiegender physiologischer Wirkung. Vortheilhaft wird sowohl die Drahtleitung des galvanischen wie des inducirten Stromes in Spiralform um Holzrollen geführt, weil dadurch die Wirkung der Induction verstärkt wird, insofern jede einzelne der Spiralwindungen inducirend auf jede andere wirkt. Man nennt dann die Rolle, zu welcher der galvanische Strom direct geführt ist, die „Hauptrolle oder primäre Rolle“, die andere die „Inductions- oder secundäre Rolle“. Um die Wirkung der inducirten Ströme zu erhöhen, werden dünne Eisenstäbchen in die Höhlung der primären Rolle hineingeschoben. Wird nun in den primären Kreis der Wagner'sche Hammer eingeschaltet und so der Hauptstrom genügend häufig unterbrochen, so folgen die Inductionsschläge so schnell auf einander, dass sie, zum Muskel geschickt, denselben in Tetanus versetzen. Die Stärke der Inductionsströme kann man zwar durch Aenderung der Intensität des primären Stromes abstufen, viel einfacher dadurch, dass man nach du Bois-Reymond's Vorgang die Entfernung beider Spiralen von einander verändert. Eine besonders zweckmässige und allgemein verbreitete Vorrichtung der Art ist du Bois-Reymond's Schlittenmagnetelectromotor (Schlitteninductorium) (Fig. 37). Die primäre Rolle A, die aus nicht sehr zahlreichen Windungen dicken Drahts besteht und deren Höhlung Eisendrähte


Fig. 37.



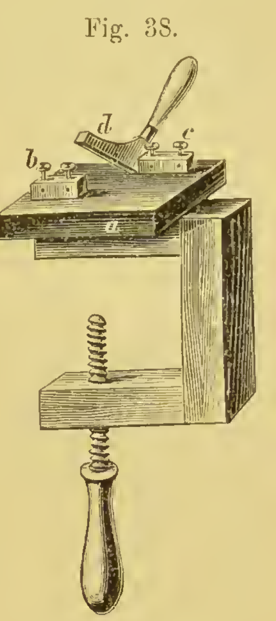
Schlittenmagnetelectromotor von du Bois-Reymond.

ausfüllen, ist an einem vertical stehenden Brett horizontal befestigt; die gleichfalls horizontale, secundäre Rolle B mit sehr zahlreichen Windungen isolirten dünnen Drahts hat eine so grosse Höhlung, dass sie bequem über die Rolle A geschoben werden kann. Sie ruht auf einem Brettchen (Schlitten) auf, das in einer Holzführung sich bequem vor- und zurückschieben lässt. Rechts von dem verticalen Brett ist ein Wagner'scher Hammer[1]) angebracht, die ein-

[1]) Wird D mit H durch einen kurzen dicken Draht verbunden, so hat man mit Hülfe des Säulchens L und der Schraube N die v. Helmholtz'sche Einrichtung (D E N L stellt eine Nebenschliessung zu dem Stromkreis der primären Rolle vor); dadurch werden die Oeffnungs- und Schliessungsschläge, weil zeitlich ziemlich gleich ablaufend, auch nahezu von gleicher physiologischer Wirkung.

zelnen Theile desselben sind genau so wie die entsprechenden der Fig. 36 bezeichnet (die Rolle A ist zwischen den Electromagneten J und das Säulchen Z der Fig. 36 eingeschaltet). Die Entfernung der secundären Rolle von der primären wird an einer längs des Schlittengeleises angebrachten Millimetertheilung abgelesen. Am stärksten ist die Wirkung der Inductionsströme, wenn die secundäre Rolle B über die primäre A geschoben ist, und nimmt mit dem Entfernen der Rollen von einander rasch ab. Die Enden der secundären Rollen werden durch die Klemme M und M_1 (in der Figur ist nur erstere sichtbar) zum Muskel geführt. Zum Oeffnen und Schliessen des Kreises der Inductionsströme dient zweckmässig du Bois-Reymond's Schlüssel (Fig. 38). Auf einer gut isolirten Kautschukplatte a sind zwei Messingklötzchen b und c befestigt, deren jedes zwei Klemmen enthält. An c ist der um eine horizontale Axe drehbare messingne Vorreiber d befestigt, welcher einen isolirenden Handgriff trägt. Wird d herabgedrückt, so steht d mit b, also b, d, c in leitender Verbindung. Ist je eine Klemme von b und c mit den Enden der secundären Rolle (Fig. 37, M) verbunden, von der anderen Klemme von b und c je ein Draht zum Muskel geführt, so kann man durch Erheben von d die Inductionsströme in den Muskel einbrechen lassen; mit dem Momente, wo d wieder heruntergedrückt wird und b berührt, gehen die Ströme durch b, d, c nach der secundären Rolle zurück, ohne dass ein merklicher Stromzweig den Weg zum Muskel einschlägt, weil dieser einen im Verhältniss zu der metallischen Leitung sehr grossen Widerstand bietet. (Der Schlüssel ist auf einer, an den Tisch anzuschraubenden Holzzwinge befestigt.)

Fig. 38.



du Bois-Reymond's Schlüssel.

Wegen seiner längeren Dauer eignet sich der Tetanus zur Untersuchung vieler Fragen über die Muskelthätigkeit mehr als die schnell ablaufende Einzelzuckung. Die bahnbrechenden Untersuchungen von Ed. Weber (1846) haben die fruchtbare Methode des Tetanisirens in das Studium der Muskelphysiologie eingeführt.

Contrahirt sich der Muskel, so wird er, wie dies schon vom blossen Auge zu erkennen ist, kürzer und dicker. Tetanisirt man einen unter dem Mikroskop ausgespannten, platten und dünnen Muskel (den M. sartorius oder mylohyoideus vom Frosch), so sieht man, dass jede Primitivfaser kürzer und zugleich dicker wird; es rücken die Querstreifen dichter aneinander, sie werden zugleich breiter und weniger hoch, d. h. ihre Ausdehnung nimmt in der Länge der Primitivfaser ab, in der Breite der Faser zu, während sich zugleich der Abstand je zweier Querstreifen von einander erheblich verringert; die Muskelfaser schnurrt gleichsam gradlinig zusammen. Hat die Reizung aufgehört, so nehmen die Fasern wieder ihre ursprüngliche Gestalt an.

Die genauere mikroskopische Untersuchung des Contractionsvorganges mittels starker Systeme lässt folgende Veränderung in den Muskelkästchen (S. 322) erkennen. Sowohl die isotrope als die anisotrope Substanz ist in jedem Stadium der Verkürzung als alternirende Lage zu erkennen; beide verharren auf ihrem Platz im Muskelfach unverrückt, nur die Höhe der beiden Schichten nimmt ab und zwar die der peripher gelegenen isotropen Substanz sehr viel stärker als die der centralen anisotropen. Letztere nimmt also auf Kosten ersterer an Volumen zu, ein Vorgang, der nur so gedeutet werden kann, dass bei der Contraction Flüssigkeit aus der isotropen in die anisotrope Substanz übertritt, oder mit anderen Worten: die einfachbrechende Lage jedes Muskelkästchens schrumpft, die in der Mitte gelegene doppeltbrechende quillt.

Aendert der Muskel bei der Zusammenziehung sein Volumen? Da der Muskel zu $^3/_4$ aus Wasser, einer fast incompressiblen Flüssigkeit besteht, ist er schon a priori als praktisch incompressibel anzusehen. Nach P. Erman u. A. beträgt die Verdichtung des Muskels, die Verminderung seines Volumens bei der Contraction noch nicht $^1/_{1000}$, nach Richard Ewald ist sie sogar gleich Null.

Man bringt Muskeln in ein luftdicht abgeschlossenes Kästchen, das mit einer die Muskelerregbarkeit bewahrenden Flüssigkeit z. B. Blutserum oder Milch gefüllt ist und in dessen Deckel eine Steigröhre eingefügt ist. Tetanisirt man mittels der das Kästchen durchsetzenden Drähte die Muskeln, so erfolgt kaum ein Sinken des Flüssigkeitsniveaus im Steigrohr.

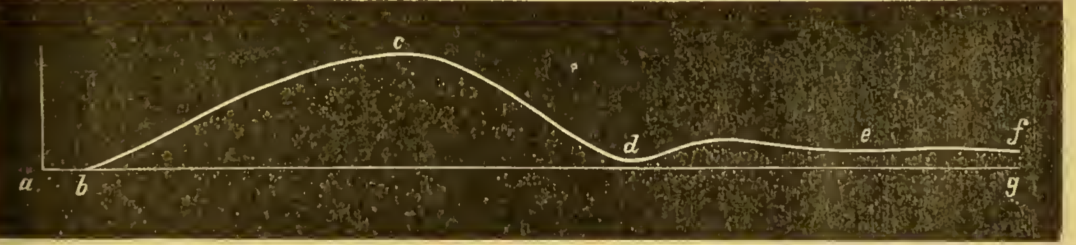
Was die Grösse der Muskelverkürzung anlangt, so hat Weber nachgewiesen, dass ein Muskel mit regelmässiger Längsfaserung, so der M. hyoglossus des Frosches sich günstigsten Falls d. i. bei grösster Stärke des Reizes und geringer Belastung um $^5/_6$ seiner natürlichen Länge zusammenziehen kann; bei Muskeln ohne Auswahl beträgt die grösste Verkürzung etwa $^3/_4$ ihrer natürlichen Länge. Es liegt auf der Hand, dass die im gedehnten Zustande an den Skeletknochen befestigten Körpermuskeln (S. 325) infolge der durch die Antagonisten sowie die Schwere der Glieder bedingten Widerstände nicht die Verkürzungsgrösse erreichen können, wie die für die Untersuchung benutzten, vom Skelet abgelösten Muskeln; jene werden sich daher günstigsten Falls höchstens um etwa die Hälfte ihrer Länge verkürzen können.

Die Dehnbarkeit des thätigen Muskels ist grösser, als die des ruhenden Muskels. Bei gleichem dehnenden Gewichte wird der verkürzte Muskel absolut mehr verlängert als der ruhende, und dies ist um so auffälliger, als man gerade erwarten sollte, dass der thätige Muskel, weil er kürzer und dicker geworden, nunmehr nach dem allgemeinen Elasticitätsgesetz (S. 323) weniger gedehnt werden würde, als der unthätige und daher längere Muskel. Es geht daraus hervor, dass bei der Zusammenziehung des Muskels seine Elasticität sich ändert, so dass die Dehnbarkeit des verkürzten Muskels erheblich grösser wird als die des ruhenden Muskels.

Auch nimmt die Dehnbarkeit mit der Grösse der Zusammenziehung stetig zu und ist auf der Höhe der Verkürzung am grössten, folglich nimmt vom Beginn der Verkürzung bis zum Verkürzungsmaximum die Elasticität des Muskels stetig ab, eine der merkwürdigsten und für die Arbeitsleistung der Muskeln höchst wichtige Thatsache.

Zeitlicher Ablauf der Muskelzuckung. Die Einzelzuckung geht so schnell vor sich, dass man durch die einfache Betrachtung des Muskels nicht im Stande ist zu erkennen, ob die Verkürzung unmittelbar im Momente der Reizung beginnt, ob sie sofort ihr Maximum erreicht und eben so schnell nachlässt, oder ob der Vorgang der Verkürzung in anderer Weise abläuft. v. Helmholtz hat durch eine ingeniöse Methode den zeitlichen Verlauf der Muskelzuckung festgestellt (1852). Er liess den, am Myographion (Fig. 35, S. 325) eingespannten Muskel an einem Hebel angreifen, dessen Schreibspitze gegen eine vor ihm schnell und mit gleichmässiger Geschwindigkeit vorbeigeführte berusste Cylinderfläche, etwa wie die Trommel des Kymographion (S. 60, Fig. 14, b), lehnte. Durch eine sinnreiche Vorrichtung war gleichzeitig erreicht, dass auch der Moment der durch einen Oeffnungsinductionsschlag erfolgenden Reizung genau verzeichnet wurde. Rotirt der Cylinder vor dem ruhenden Muskel vorbei, so wird eine Horizontale verzeichnet; wird der Muskel gereizt, so dass er sich verkürzt, so schreibt er auf der rotirenden Cylinderfläche eine gekrümmte Linie, die sog. Zuckungscurve „Myogramm“ (Fig. 39), welche den Ablauf der Contraction genau wiedergibt. Man ersieht aus dieser

Fig. 39.



Zuckungscurve des Muskels.

Curve, dass die Verkürzung nicht im Momente der Einwirkung des Reizes, bei a beginnt, vielmehr eine gewisse Zeit vergeht, die gemessen wird durch die Strecke a b, welche jeder Punkt der Cylinderoberfläche zwischen dem Momente der Reizung, der in a verzeichnet ist, und dem Beginn b der Verkürzung zurückgelegt hat. Da nun die Umdrehungsgeschwindigkeit des Cylinders bekannt ist und ebenso der Umfang der Cylinderfläche, so lässt sich daraus die Zeit berechnen, innerhalb deren die Strecke a b zurückgelegt wird, d. h. die Zeit, welche zwischen dem Moment der Reizung und dem Beginn der Verkürzung verflossen ist, das Stadium der latenten Reizung, das etwa $^1/_{100}$ Secunde beträgt. Erst nach dieser Zeit führt die durch die Reizung bewirkte Veränderung im Muskel zu einer Ver-

kürzung, entwickelt der Muskel seine Kraft oder Energie. Die Contraction erlangt nach etwa $^1/_{20}$ Secunde ihren Höhepunkt, entsprechend dem Gipfel c der Curve und lässt dann etwas schneller, als sie angestiegen, wieder nach (c d verläuft steiler als b c), dann folgen elastische Nachschwingungen (d e, e f) des Muskels und des Muskelhebels. Die ganze Dauer der Zuckung vom Beginn der Verkürzung des Muskels bis zur Wiederausdehnung auf seine natürliche Länge beträgt $^1/_{10}$—$^1/_5$ Secunde. Aus der Form der Curve geht weiter hervor, dass die Energie des Muskels erst ganz allmälig das Uebergewicht erlangt über die dehnende Kraft des angehängten Gewichtes und letztere dann allmälig jene überwindet. Man bezeichnet das Stück b c der Curve als das Stadium der steigenden Energie, das Stück von c bis (fast) zum Nullpunkt d herab, der Zeit der wiedererfolgten Ausdehnung als das Stadium der sinkenden Energie. Bei schwachen Reizen ist das Stadium der latenten Reizung grösser, die Zuckungshöhe kleiner und die ganze Zuckungscurve kürzer. Wird der ausgeschnittene schlaffe Muskel so stark gespannt, dass er sich sofort verkürzen kann, ohne Zeit für die Anspannung zu verlieren, so kann nach Gad und Tigerstedt das Latenzstadium bis unter $^1/_{250}$ Secunde heruntergehen; bei dem im Körper verbliebenen und blutdurchströmten Muskel nach Klünder sogar bis auf $^1/_{400}$ Secunde. Abkühlung, Ermüdung, sowie zunehmende Belastung verlängern das Latenzstadium. Die Zuckungsdauer nimmt im Allgemeinen mit sinkender Temperatur zu, mit steigender ab; der Curvengipfel (Hubhöhe, S. 336) ist nach Gad und Heymans am höchsten bei 30°, nimmt bis 19° ab, um bei weiter sinkender Temperatur bis gegen 0° wieder zuzunehmen.

Wird der Muskel nicht durch ein angehängtes Gewicht gedehnt, so kehrt er nach dem Aufhören der Reizung zuweilen nicht vollkommen zur ursprünglichen Ruhelänge zurück, sondern es bleibt ein gewisser Grad von Verkürzung an demselben bestehen, der „Verkürzungsrückstand" (in der Zuckungscurve Fig. 39 entsprechend dem Stück e f). Dieser Zustand tritt namentlich an ausgeschnittenen, vorher energisch gereizten Muskeln auf, ferner an hochgradig ermüdeten (S. 344).

Aeusserst sinnreich und noch schärfer als auf dem graphischen Wege hat v. Helmholtz das Stadium der latenten Reizung und die zeitlichen Verhältnisse der Kraftentwicklung im Muskel mit Hilfe der electrischen Zeitmessung ermittelt.

Die electrische Zeitmessung nach Pouillet beruht im Princip darauf, aus der Ablenkung, welche die Magnetnadel eines Galvanometers durch einen hindurchgeleiteten Strom erfährt, die Dauer dieses Stromes zu berechnen. Die Grösse der Ablenkung der Magnetnadel ist nämlich direct proportional der Intensität und der Dauer des Stromes, also bei gleicher Stromesintensität allein abhängig von der Stromesdauer. Man nennt einen solchen das Galvanometer durchlaufenden Strom den „zeitmessenden Strom". Um die electrische Zeit-

messung für die Untersuchung der Dauer der Muskelzuckung zu verwenden, ist es erforderlich, den zeitmessenden Strom genau in dem Momente, wo der Muskel gereizt wird, zu schliessen und ihn dann zu öffnen, wenn der Muskel sich zu verkürzen beginnt. v. Helmholtz hat dazu eine sinnreiche Vor-

Fig. 40.



Zeitmessung der Muskelzuckung nach v. Helmholtz. U der Froschunterbrecher von du Bois-Reymond.

richtung construirt, deren von du Bois-Reymond angegebene Modification, der „Froschunterbrecher" (Fig. 40, U) das Princip versinnlicht. Der durch eine Messingzwinge f fixirte Muskel (Gastrocnemius des Frosches mit dem unteren Femurende) arbeitet mittels der Haken i und h an einem, auf einer isolirten Tischplatte von Hartkautschuk um d d_1 als Axe drehbaren Hebel; von

letzterem gehen durch ein Loch der Platte Fäden ab, welche eine Wagschale tragen. Der Hebel trägt an seinem beweglichen Ende zwei Metallschrauben p und q. Die Spitze von p ruht auf einem in die Tischplatte eingelassenen Platinplättchen o (s. den links oben vom Apparat abgebildeten senkrechten Durchschnitt), während das untere Ende von q mit einer amalgamirten Metallspitze in ein (höher und tiefer) verstellbares Quecksilbernäpfchen taucht oder richtiger (wie aus dem links oben gegebenen Durchschnitt ersichtlich) durch einen, vermöge der Adhäsion an der Metallspitze hängenden Quecksilberfaden in leitender Verbindung steht. Das Näpfchen ist mit k, das Plättchen mit k_1 leitend verbunden. Wird nun zwischen k und k_1 der durch das Galvanometer G gehende zeitmessende Strom der Kette K eingeschaltet, so ist derselbe so lange geschlossen, als p auf o aufruht. Sobald der Muskel sich nur um die kleinste Grösse verkürzt, wird p von o abgehoben und damit der zeitmessende Strom unterbrochen. Durch das Erheben der Spitze q wird aber zugleich der Quecksilberfaden zerrissen, sodass, wenn nach Wiederverlängerung des Muskels p auf o wiederaufruht, q nicht die Quecksilberoberfläche berührt, vielmehr der zeitmessende Strom dauernd unterbrochen ist. Aus Fig. 40 ersieht man, wie die Schliessung des zeitmessenden Stromes in dem Momente, wo der Muskel gereizt wird, zu Stande kommt. Wird nämlich der Schlüssel s (analog dem Vorreiber d der Fig. 38) heruntergedrückt, so ist durch Berührung der Platinspitze b_1 mit der Platinplatte b der zeitmessende Strom der Kette K geschlossen. Durch das Herunterdrücken von b geht der andere Arm des um seinen Mittelpunkt drehbaren Holzhebels w in die Höhe, die Platinspitze a entfernt sich von der Platinplatte a_1, dadurch wird der durch die primäre Rolle P gehende Strom der Kette K_1 geöffnet und so in der secundären Rolle S ein Oeffnungsinductionsschlag erzeugt, sodass mit dem Momente der Schliessung des zeitmessenden Stromes der Reiz den Muskel trifft. Genau mit dem Beginne der Zuckung wird p von o abgehoben und dadurch der zeitmessende Strom unterbrochen. Es wird also für den unbelasteten Muskel die so gefundene Zeit dem Stadium der latenten Reizung entsprechen. Auf die Wagschale gelegte Gewichte können, da der Hebel bei p unterstützt ist, den Muskel nicht dehnen, sie steigern nur den Druck, mit dem die Platinspitze von p gegen die darunter befindliche Platinplatte o angedrückt wird, und diesen Widerstand muss der Muskel überwinden, sobald er sich contrahirt. Man bezeichnet diese Art der Beschwerung, die den ruhenden Muskel nicht zu dehnen vermag, als „Ueberlastung". Ueberlastet man den Muskel mit steigenden Gewichten, so wird die Zeit, welche zwischen der Reizung und der Erreichung desjenigen Energiegrades, der zur Ueberwindung der Schwerkraft der angehängten Gewichte erforderlich ist, um so länger, je grösser die Ueberlastung ist, oder mit anderen Worten: zur Entwickelung höherer Energiegrade braucht der Muskel längere Zeit, als wenn er unbelastet ist.

Auch die electrische Zeitmessung ergibt das Stadium der latenten Reizung (für den unbelasteten Muskel) zu $^1/_{100}$ Sec. Während des ganzen Stadiums der latenten Reizung ist sein Verkürzungsbestreben, seine Energie gleich Null. Aus den Ueberlastungsversuchen mit steigenden Gewichten geht hervor, dass die Energie zuerst schnell, dann langsamer ansteigt, so dass sie etwa nach

$^1/_{20}$ Sec. ihr Maximum erreicht hat. Dann nimmt die Energie allmälig ab und zwar anfangs schneller und wird schliesslich wieder gleich Null; nunmehr ist der Muskel zu seiner natürlichen Länge zurückgekehrt.

Abhängigkeit der Zuckungshöhe von der Reizgrösse. Bei der electrischen Reizung kann man die Stärke des Reizes variiren. und zwar für Inductionsschläge durch Entfernung der secundären Rolle des Magnetelectromotors von der primären (S. 328). Spannt man den Muskel, ohne ihn zu belasten, im Myographion (Fig. 35, S. 325) ein, so dass er seine Verkürzung und deren Höhe auf die Schreibtafel selbst verzeichnen kann, und führt zu ihm die Drähte der secundären Rolle, so sieht man bei möglichst weitem Abstand beider Rollen auf den Oeffnungsinductionsschlag gar keine Zuckung erfolgen „unterminimaler Reiz". Nähert man die secundäre Rolle der primären allmälig, so findet man eine Entfernung, bei welcher der Muskel auf den Oeffnungsschlag eben eine minimale Zuckung ausführt; man ist so an die „Reizschwelle" gelangt. Je näher man nun mit der secundären Rolle an die primäre Rolle rückt, desto höher fallen die Zuckungen aus, bis man dann bei einer gewissen Entfernung „maximaler Reiz" die grösste Zuckungshöhe, das „Zuckungsmaximum" erhält. Von der Reizschwelle ab bis zum Maximum ist also die Zuckungshöhe proportional der Reizgrösse. Steigert man die Reizstärke noch weiter, „übermaximaler Reiz", so erhält man keine grössere Zuckungshöhe, man sieht im Gegentheil die Zuckungshöhen nunmehr abnehmen; dann ist der Muskel „ermüdet" (S. 344). Gleichwie die Höhe der Einzelzuckung, ist auch die Höhe des Tetanus von der Reizgrösse in derselben gesetzmässigen Weise abhängig.

Folgen zwei Reize schnell aufeinander, so summiren sich die Zuckungen, indem sich die zweite Zuckung gewissermassen auf die erste aufsetzt „superponirt", und zwar erreicht die Summation, was die Zuckungshöhe anlangt, den grössten Werth, wenn die zweite Zuckung im Momente des Maximums der ersten Zuckung beginnt.

Isotonische und isometrische Contraction. Gegenüber der bisher allein betrachteten Art der Muskelthätigkeit, bei der unter möglichst unbehinderter Formveränderung jede Reizung eine entsprechende Verkürzung erzeugt, ohne dass es zu erheblicher Spannungsänderung kommt „isotonische Contraction", unterscheidet A. Fick diejenige Zuckungsform, bei welcher der Muskel unter minimaler Längenänderung nur Spannungszunahme zeigt, als „isometrische". Bei der isometrischen Anordnung (Fig. 41) greift der Muskel m an den sehr kurzen Arm d eines zweiarmigen, um c drehbaren Hebels an, dessen anderer vielfach längerer Arm am äusseren Ende die Zeichenspitze e trägt; die Excursion dieses Armes ist durch eine dem Muskel entgegenwirkende Spiralfeder f möglichst

beschränkt. Die so auf der vorbeigeführten Papierfläche verzeichnete „isometrische Zuckungscurve" b läuft ähnlich ab, wie die isotonische (vergl. die Curve Fig. 39, S. 331), nur dass sie unter die Abscisse fällt, doch erreicht sie etwas früher den Gipfel.

Fig. 41.



Anordnung für isometrische Zuckungen.

Leistungen des thätigen Muskels. Hier kommt der Hub und die Kraft in Betracht. Unter Hub versteht man die Höhe, bis zu welcher der Muskel bei stärkster Reizung ein gegebenes Gewicht erheben kann, unter Kraft den äussersten Energiegrad des Muskels, bestimmt durch das maximale Gewicht, das der Muskel bei stärkster Reizung eben noch um die kleinste Grösse zu heben vermag. Der Hub ist nur abhängig von der Länge der Muskelfasern, die Kraft hinwiederum nur von dem Querschnitt des Muskels und zwar den Querschnitt senkrecht auf die Muskelfasern genommen, also von der Zahl der neben einander gelegenen Primitivfasern. Daher entwickelt der dünne, aber lange und parallelfaserige Sartorius einen grossen Hub, aber nur eine geringe Kraft, umgekehrt der etwa eben so lange, aber aus Querbündeln von kurzen Muskelfasern bestehende Peroneus longus nur einen kleinen Hub, aber wegen seines viel grösseren Querschnittes eine vielfach grössere Kraft. Die Kraft des Muskels wächst im geraden Verhältniss mit dessen Querschnitt, so dass ein Muskel von doppelter Dicke auch die doppelte Kraft hat. Ferner ergibt sich aus der vom Muskel am Myographion aufgezeichneten Zuckungshöhe, dass der Hub mit dem Grade der Belastung abnimmt und bei einer bestimmten Belastung gleich Null wird. Bei einer bestimmten Be-

lastung nimmt der thätige Muskel genau die Länge an, welche der unbelastete ruhende Muskel hat, oder mit anderen Worten: dasjenige Gewicht, das der thätige Muskel nicht mehr von der Unterlage abzuheben vermag, durch das er aber auch nicht über seine natürliche Länge gedehnt wird, gibt das Maass für die relative Kraft des Muskels. Um die Kraft von Muskeln verschiedenen Querschnittes mit einander vergleichen zu können, reducirt man durch Division des Querschnittes in die Kraft letztere auf die Einheit des Querschnittes (1 Qu.-Ctm.) und bezeichnet diese Krafteinheit als absolute Muskelkraft. Für Froschmuskeln hat Rosenthal die absolute Kraft zu ca. 3 Kgrm., für die Muskeln des Menschen sie Henke und Koster zu 6—10 Kgrm. berechnet.

Die umständliche Bestimmung des Querschnittes kann man nach Ed. Weber sehr einfach umgehen. Bekanntlich ist das Gewicht eines Körpers (P) gleich dem Product aus seinem Volumen (V) in sein spec. Gewicht (s). Das Volumen ist aber gleich Länge (L) mal Querschnitt (Q), also $P = V \cdot s$, $V = L \cdot Q$, folglich $Q = \frac{P}{L \cdot s}$, d. h. man dividirt das Product aus Länge und spec. Gewicht des Muskels in sein durch Wägung bestimmtes absolutes Gewicht. Das spec. Gewicht des Muskels ist = 1,058.

Die relative Kraft eines Muskels bestimmt man mittels der „Methode der Ueberlastung" (S. 334) an dem Froschunterbrecher (S. 333). Mittels der isometrischen Methode (S. 335) lässt sich die Muskelkraft schnell ermitteln, ohne dass der Muskel durch wiederholte Reizung ermüdet wird; man braucht nur das Gewicht empirisch zu bestimmen, das anstatt des Muskels am Hebel ziehend die verzeichnete Spannungshöhe bewirkt.

Die Erhebung einer Last auf eine bestimmte Höhe stellt den mechanischen Nutzeffect oder die Arbeitsleistung des thätigen Muskels vor. Die geleistete Arbeit A ist gleich dem Product aus dem gehobenen Gewicht P in die Hubhöhe h, also $A = P \cdot h$. Da P proportional dem Querschnitt, h proportional der Länge des Muskels (S. 336) ist, so ist A proportional der Masse des Muskels d. h. je schwerer der Muskel, desto grösser seine Arbeitsleistung. Wie schon erörtert (S. 336), zeigt der unbelastete Muskel die grösste Hubhöhe, mit steigender Belastung nimmt letztere ab und wird schliesslich gleich Null. Ist $P = 0$, wie im Fall des unbelasteten Muskels, so ist bei der grössten Hubhöhe $A = 0$, ebenso ist $A = 0$, wenn $h = 0$ ist d. h. bei dem maximalen Gewicht, das der Muskel nicht mehr zu erheben vermag. Daraus folgt, dass mit steigender Belastung die Arbeitsleistung bis zu einem gewissen Maximum zunimmt, um bei noch weiterer Steigerung der Belastung wieder abzunehmen, oder ganz allgemein ausgedrückt: für jeden Muskel gibt es eine bestimmte mittlere Belastung, für welche seine Arbeitsleistung am grössten ist. Ein Beispiel mag dies erläutern:

Belastung:	0	50	**100**	200	500 Grm.
Hubhöhe:	14	9	7	2	0 Mm.
Nutzeffect:	0	450	**700**	400	0 Grm.-Mm.

Weiter hat die Untersuchung der im Körper verbliebenen und der daraus losgelösten Muskeln ergeben, dass der blutdurchströmte Muskel grössere Arbeit leisten kann, als der blutleere, worauf noch zurückzukommen sein wird (S. 345). Endlich hat Feuerstein gezeigt, dass die Arbeitsleistung eines Muskels grösser ist, wenn er schon vorher im ruhenden Zustande in Spannung versetzt worden ist (S. 32).

Soll die durch die Einzelzuckung geleistete Arbeit bei der Wiederausdehnung nicht verloren gehen, so muss, wie bei dem „Arbeitssammler" von A. Fick, das Gewicht auf der Höhe, auf welche es durch die Einzelzuckung gehoben ist, festgehalten und so die Leistung jeder einzelnen Zuckung für eine Summe von Arbeitsleistungen nutzbar gemacht werden. An diesem Apparat ist der Muskel mit einem leichten Hebel verbunden, der bei jeder Muskelcontraction ein Rad, um dessen Axe ein durch ein Gewicht gespannter Faden geschlungen ist, immer um ein Stück in der einen Richtung dreht, während er bei der Wiederausdehnung des Muskels heruntersinkt, dabei aber das Rad unbewegt lässt.

Arbeitsleistung im Tetanus. Muskelgeräusch. Hier leistet der Muskel zunächst Arbeit, indem er das Gewicht hebt, aber während der Dauer der tetanischen Verkürzung trägt er nur das einmal gehobene Gewicht, leistet also im Sinne der Mechanik keine Arbeit. Und doch lehrt die tägliche Erfahrung, dass man mit erhobenem Arm ein Gewicht nicht lange tragen kann; der Arm „ermüdet" schnell, und dies spricht dafür, dass, wenn auch keine äusserlich wahrnehmbare Arbeit geleistet wird, doch schon durch die dauernde Verkürzung ein Vorgang, ähnlich der Arbeitsleistung, gesetzt wird, nur dass diese Arbeit im Gegensatz zu jener, wo ein Gewicht gehoben wird, eine gewissermassen innere ist (Rosenthal), indem dabei, wie wir sehen werden, die mechanische Arbeit, die Massenbewegung in eine Molecularbewegung, in Wärme übergeht (S. 341). Dass im tetanischen Muskel, ungeachtet der scheinbaren äusseren Ruhe, im Innern Bewegungen stattfinden, dafür spricht auch die Erscheinung des Muskelgeräusches. Wollaston und P. Erman haben die zuerst von Swammerdam (1670) gemachte Erfahrung, dass man, wenn man eine Hand an das Ohr legt und die Armmuskeln tetanisch zusammenzieht, ein tiefes summendes Geräusch vernimmt, auf einen dem Tetanus angehörenden discontinuirlichen Vorgang zurückgeführt, derart, dass der Tetanus sich aus einer Anzahl von Stössen zusammensetze, zwischen denen der Muskel keine Zeit zum Erschlaffen hat, und dass diesen Stössen entsprechend der Muskel in, für das Auge allerdings nicht sichtbare Schwingungen gerathe, die eben die Ursache des Muskelgeräusches sind. Dieses tiefe Muskelgeräusch kann man sehr laut

wahrnehmen, wenn man auf den Arm ein Hörrohr setzt und nun die Armmuskeln tetanisch contrahirt; noch einfacher, wenn man bei voller Stille in der Umgebung die Kiefer fest auf einander beisst. In Uebereinstimmung damit steht es, dass 8—10 Einzelreize in der Secunde genügen, um den Muskel in Tetanus zu versetzen (S. 326). Auch jede einzelne Zuckung ist mit einem kurzen Geräusch verbunden, das nach Bernstein auch wahrzunehmen ist, wenn der Muskel durch Einschliessen in (erhärtende) Gypsmasse an der Formveränderung gänzlich verhindert ist.

Chemische Vorgänge bei der Muskelthätigkeit. Der Muskel ist zu recht beträchtlicher Arbeitsleistung befähigt. Nun besagt aber das Gesetz von der Erhaltung der Kraft (S. 302), dass keine Arbeitsleistung von selbst entsteht, dass jede lebendige Kraft nur die Umsetzung von Kräften vorstellt, die zuvor in anderer Form vorhanden gewesen sind. Am häufigsten geht lebendige Kraft aus der Umsetzung derjenigen Spannkräfte hervor, die bei der Zersetzung chemischer Verbindungen frei werden. In der That lässt sich nachweisen, dass bei der Muskelthätigkeit chemische Vorgänge und zwar Oxydationen und Spaltungen im Muskel stattfinden. Greifen auch wahrscheinlich ähnliche Processe schon im ruhenden Muskel Platz, so sind sie doch ihrer Intensität nach nur gering gegenüber denen, welche im thätigen Muskel ablaufen. Auf Kosten dieser chemischen Processe wird mechanische Arbeit geleistet.

Schon v. Helmholtz (1845) hat nachgewiesen, dass beim Tetanus die Menge der in Wasser löslichen Bestandtheile des Muskels abnimmt, die Menge der in Alcohol löslichen dagegen zunimmt. Sodann hat E. du Bois-Reymond (1859) gezeigt, dass, während der ruhende Muskel neutral oder schwach alkalisch reagirt, der tetanische eine deutlich saure Reaction darbietet, die auf gebildete Milchsäure $C_3 H_6 O_3$ und zwar sog. Fleischmilchsäure (rechtsdrehende Aethylidenmilchsäure) zurückzuführen ist. Die Bildung von Milchsäure wies auf die Gegenwart von Kohlehydraten im Muskel hin, bei deren fermentativer Spaltung Milchsäure entsteht (S. 123). In der That haben denn auch O. Nasse und Weiss im ruhenden Muskel Glycogen (S. 217) zu 0,3—1 pCt. (noch reichlicher bei Embryonen und jungen Thieren) gefunden und gezeigt, dass bei der Muskelthätigkeit das Glycogen verbraucht, erst in Zucker und dann in Milchsäure übergeführt wird. Die Säurebildung wächst nach Heidenhain mit der Spannung des Muskels, ist daher am grössten, wenn man den Muskel so stark belastet, dass er sich nicht verkürzen kann. Auch das Muskelglycogen nimmt, wie das Leberglycogen (S. 217), nach Böhm mit der Nahrungsaufnahme an Menge zu. Ferner wurde man darauf aufmerksam, dass das aus thätigen Muskeln ausfliessende Blut das schwärzeste, also O-ärmste ist, das im Körper vorkommt, woraus erhellt, dass in den Muskeln der Blutsauerstoff zum grössten Theil verbraucht wird. Schon das aus ruhenden, stets in einem

gewissen Spannungszustand befindlichen Muskeln abfliessende Venenblut ist nach Ludwig und Szezelkow um 9 pCt. ärmer an O und um 7 pCt. reicher an CO_2 als das arterielle. Im thätigen Muskel sind die Blutgefässe stets erweitert, sodass nach Untersuchungen von Chauveau und Kaufmann an den Muskeln des lebenden Pferdes eine 3—5 mal so grosse Blutmenge in der Zeiteinheit hindurchfliesst als durch den ruhenden Muskel. Weiter ist übereinstimmend ermittelt worden, dass der thätige Muskel sehr viel mehr O verbraucht und CO_2 bildet, und zwar bis zum 5 fachen gegenüber der Ruhe. Der überlebende ausgeschnittene entblutete Muskel nimmt nach du Bois-Reymond noch aus der Luft O auf und gibt CO_2 an dieselbe ab. Im Einklang mit dem reichlichen O-Verbrauch stehen auch die Erfahrungen von Gscheidlen und Grützner, dass der thätige Muskel reducirende Wirkungen ausübt, z. B. Nitrate in Nitrite verwandelt.

Wenn ungeachtet des reichlichen O-Verbrauches und der entsprechend gesteigerten CO_2-Bildung in den thätigen Muskeln, die auch die Gesammtausscheidung von CO_2 durch die Athmung bis auf das Mehrfache in die Höhe treiben kann (S. 79), beim arbeitenden Thiere im arteriellen Körperblut nach Zuntz und Geppert der O-Gehalt noch grösser und der CO_2-Gehalt noch kleiner ist, als beim ruhenden Thier, so rührt dies daher, dass Hand in Hand mit der Muskelthätigkeit eine bedeutende Zunahme der Athemtiefe neben Steigerung der Athemfrequenz (S. 111) geht, welche nicht nur den Mehrverbrauch von O deckt, sondern ihn sogar übercompensirt.

Die bei starker Muskelthätigkeit gebildete und in's Blut übertretende Milchsäure wird nach Marcuse in der Leber zerstört (S. 218), daher keine Milchsäure bei Säugern durch den Harn austritt. Nach Astaschewsky nimmt auch die Menge des sauren Kaliumphosphats bei der Muskelarbeit zu, hauptsächlich dadurch, dass die entstehende Milchsäure sich mit dem Dikaliumphosphat K_2HPO_4 des Muskels zu milchsaurem Kali und Monokaliumphosphat KH_2PO_4 umsetzt; nur wenn mehr Milchsäure vorhanden ist, als das Phosphat zu sättigen vermag, bleibt der Ueberschuss als freie Milchsäure bestehen.

Ausser dem mit Traubenzucker identischen Muskelzucker findet sich noch ein süsslich schmeckender Stoff, Inosit $C_6H_{12}O_6$, von Scherer im Herzmuskel entdeckt, krystallisirbar, in Wasser löslich. Er färbt sich, mit Salpetersäure fast bis zur Trockne abgedampft, beim Zusatz von etwas Ammoniak lebhaft rosenroth. Weder reducirt er Kupferoxyd, noch ist er optisch activ, noch geht er alkoholische Gährung ein; er ist auch kein Zucker, sondern ein Alkohol der aromatischen Reihe (Hexahydroxybenzol). Bei der Muskelthätigkeit soll er unangegriffen bleiben.

Unter den Eiweissstoffen des Muskels, die zu etwa 20 pCt. darin enthalten sind, findet sich in dem Wasserextract neben dem bei 73° C. gerinnenden Serumalbumin (2 pCt.) noch ein bei circa 45° coagulirendes Globulin in geringer Menge „Musculin"; ausserdem sehr reichlich, zu 15—18 pCt., eine dem Muskel eigenthümliche, mit 10 proc. Salmiaklösung extrahirbare Globulinsubstanz, Kühne's Myosin, auf die wir noch zurückkommen (S. 347). Bei

der Thätigkeit scheinen sie kaum angegriffen zu werden. Ausserdem enthält der Muskel, auch der entblutete, ein mit dem Blutfarbstoff, dem Haemoglobin identisches Pigment, ferner Bindegewebe, das sich beim Kochen in Glutin, Leim verwandelt, am reichlichsten wohl die Muskeln der Kälber, weiter eine Reihe von N-haltigen Körpern der regressiven Metamorphose „Fleischbasen": Kreatin, Xanthin und Hypoxanthin (S. 225), insgesammt nur zu ca. 1/4 pCt., die von Siegfried entdeckte Phosphorfleischsäure, endlich geringe Mengen von Fett, reichlicher nur bei gemästeten Thieren. Bei der Muskelthätigkeit scheinen die Fleischbasen zuzunehmen.

Kreatin $C_4H_9N_3O_2 + H_2O$, krystallisirt in rhombischen Prismen, löst sich schwer in kaltem, leichter in heissem Wasser, wenig in Alcohol. Mit Säure erhitzt oder nur längere Zeit mit Wasser gekocht, verliert es Wasser und geht in Kreatinin $C_4H_7N_3O$ (S. 225) über. Im Muskel ist es zu etwa 0,3 pCt. enthalten.

Es finden also bei der Muskelthätigkeit fermentative Spaltungen (Bildung von Zucker und Milchsäure) und Oxydationen (vermehrte CO_2-Bildung unter reichlichem O-Verbrauch) statt. Und bei beiden Vorgängen, insbesondere bei den Oxydationen werden chemische Spannkräfte in lebendige Kräfte umgesetzt, die entweder als Massenbewegung, hier die Muskelzusammenziehung, oder als Molecularbewegung, d. i. Wärme auftreten können (S. 301). In der That wird bei der Muskelcontraction Wärme gebildet. Löthet man zwei ungleiche Metalle, Kupfer und Eisen, an einander, z. B. je einen Kupferdraht an die Enden eines Eisenstabes, bringt beide Drähte zur Berührung und erwärmt die eine Löthstelle, so entsteht in dem so geschlossenen Kreis ein Strom, dessen Stärke proportional der Temperaturdifferenz zwischen der erwärmten und der anderen Löthstelle ist. Hierauf gründet sich die thermoelectrische Messung. Werden Stäbe oder Streifen von solch' zwei Metallen, am besten von Neusilber und Eisen im Zickzack abwechselnd an einander gelöthet, sodass die Löthstellen an beiden Seiten gelegen sind, und die äussersten freien Enden durch einen Kupferdraht verbunden, so erhält man eine Thermosäule. Auf thermoelectrischem Wege haben Becquerel und Breschet zuerst am lebenden Menschen die Temperaturerhöhung bei der Muskelcontraction nachgewiesen. Da hierbei zweifelhaft blieb, ob die Temperaturerhöhung nicht vom verstärkten Blutzufluss herrührte, so durchstach v. Helmholtz (1848) die Muskeln des einen Schenkels der durch das Becken verbundenen Hinterextremitäten des Frosches mit der einen, die des anderen Schenkels mit der anderen Löthstelle einer Thermosäule und tetanisirte nur den einen Schenkel 2—3 Min. lang; der tetanisirte ergab eine Temperaturerhöhung von 0,14—0,18° C. Heidenhain (1864) vermied den Uebelstand, die Muskeln durch die durchgestochene Thermosäule zu verletzen, indem er letztere in einer Aufhängung anbrachte, welche genau den Bewegungen des Muskels folgt, ihm also bei

jeder Phase der Zusammenziehung fest anliegend bleibt, und fand so, dass für den einzelnen Muskel, wenn er sich frei zusammenzieht, bei jeder einzelnen Contraction die Temperatur etwa um 0,001—0,005° C. ansteigt, nach Danilewsky um 0,01° C. pro Gramm Froschmuskel. Das aus thätigen Muskeln abströmende Venenblut ist nach Ludwig und Smith bei energischer Action bis um 0,6° C. wärmer als das Arterienblut. Hierbei hat sich auch herausgestellt, dass, wenn die Muskeln sich nicht vollständig zusammenziehen können, wie es der Fall ist, wenn man den ganzen Schenkel tetanisirt, indem die Contraction der Strecker bei einer gewissen Streckung des Hinterbeins infolge der Wirkung der Antagonisten (Beuger) sistirt, sich mehr Wärme entwickelt, als wenn die Muskeln sich frei verkürzen können, daher auch die grösseren Werthe, die v. Helmholtz erhalten hat. Ebenso ist die gebildete Wärmemenge grösser, wenn der Muskel durch Belastung an der Verkürzung verhindert wird. Wenn wie im Verlauf des Tetanus im mechanischen Sinne keine Arbeit geleistet wird, so steigt die Wärmebildung stetig an bis zu einem Maximum, das durch die Ermüdung und die dadurch bedingte Erschlaffung gegeben ist; diese Wärmebildung ist die sog. innere Arbeit des tetanischen Muskels (S. 338). Allein auch der isotonisch zuckende Muskel entwickelt noch Wärme, wenngleich weniger als der isometrisch zuckende (S. 335). Je stärker die Arbeit ist, welche der Muskel zu leisten hat, desto stärker ist die Wärmebildung, freilich nur innerhalb einer bestimmten Grenze. Nach dem Gesetz von der Erhaltung der Kraft sollte man vielmehr erwarten, dass, wenn die Arbeitsleistung des Muskels eine grössere ist, weniger Wärme gebildet wird, und umgekehrt. Je länger und intensiver die Arbeit ist, mit desto geringerem Stoffverbrauch wird weiterhin gearbeitet, wie Heidenhain und Fick für den Froschmuskel, Zuntz für die Muskeln des lebenden Menschen und Pferdes gezeigt haben, sodass günstigsten Falles bis zu 40 pCt. von der chemischen Spannkraft der bei der Thätigkeit verbrauchten Stoffe in Arbeitsleistung umgesetzt werden können.

Quelle der Muskelkraft. Bei der Thätigkeit des Muskels ist eine Abnahme der Eiweissstoffe desselben nicht sicher nachgewiesen. Nun liesse sich aber einwenden, dass die Stoffwechselproducte in dem einzelnen Muskel im Verhältniss zu dessen Gesammtgehalt an Stoffen eine zu geringe Grösse vorstellen, als dass etwa gefundene Differenzen nicht zum Theil innerhalb der Fehlergrenzen fielen. Lässt man aber die Muskeln des ganzen Körpers, deren Masse mindestens 40 pCt. des Körpergewichtes entspricht, für längere Zeit arbeiten, so treten die in den Muskeln gebildeten Umsatzproducte in das Körperblut über und durch dieses zum grössten Theil auf dem Wege der Ausscheidungen (Harn, Haut, Lunge) heraus. Für die Kohlensäure haben wir schon bei der Athmung (S. 79) gesehen, dass dieselbe bei Arbeitsleistung in einer

gegenüber der Muskelruhe erheblich gesteigerten Menge ausgehaucht wird. Die Mehrausscheidung von CO_2 ist einmal auf die reichlichere Bildung von CO_2 im Muskel bei dessen Thätigkeit zurükzuführen, sodann auf die Zunahme der Athemtiefe und -frequenz (S. 111), die sich bei schwerer Arbeit einstellt. Da nun die Zerfallsproducte des Eiweiss nur durch den Harn und zwar bei Carni- und Omnivoren überwiegend als Harnstoff den Körper verlassen, so wird, falls bei der Muskelthätigkeit Eiweissstoffe zerstört werden, sich dies durch eine, jenem Mehrbetrage an zerstörtem Eiweiss entsprechende Vermehrung des ausgeschiedenen Harnstoffs zeigen müssen. Indess hat sich durch Versuche von C. Voit (1860) für den arbeitenden Menschen (S. 277) und für den Hund sowie durch die von Fick und Wislicenus u. A. am Menschen gezeigt, dass nur eine ausserordentlich geringe Mehrausscheidung von Harnstoff bei grösserer Arbeitsleistung stattfindet, und dieses geringe Plus an zersetztem Eiweiss ist weit davon entfernt, durch seinen Zerfall das dem mechanischen Aequivalent der geleisteten Arbeit entsprechende Wärmeäquivalent zu liefern (1 Calorie = 425 Kgrm.-Meter [S. 302]). Es ist sehr lehrreich, sich die quantitativen Unterschiede in den Zersetzungen des Körpers bei Ruhe und Thätigkeit durch die Stoffbilanz (S. 270 und 277) vorzuführen. Dagegen entspricht dem Betrage der CO_2-Mehrausscheidung bei Arbeitsleistung ein Wärmeäquivalent, das dem mechanischen Aequivalent der geleisteten Arbeit ziemlich nahe kommt. Die Quelle der Muskelkraft ist also meisthin nicht die Zersetzung N-haltiger, sondern die Oxydation N-freier, aber C-reicher Stoffe (Kohlehydrate) im Muskel.

Es ergibt sich daraus die wichtige Folgerung, dass für die Ermöglichung der Arbeitsleistung Menschen und Thiere der Mehrzufuhr C-reicher Nahrung (Kohlehydrate und Fette) bedürfen. Im Einklang hiermit steht die Erfahrung, dass Menschen, welche schwer arbeiten, sehr erhebliche Mengen C-reicher Nahrung (Brod, Kartoffeln, Reis, Mais; Speck) einführen. Auch in den pflanzlichen Nahrungsmitteln, den Cerealien, sowie im Heu und Gras sind sehr grosse Mengen C-reicher Stoffe, an Kohlehydraten 4—6mal so viel, und wenn wir die im Darm der Herbivoren zu fast der Hälfte ihres Gewichts zur Ausnutzung gelangende Cellulose mit einbegreifen, sogar 6—8mal so viel als von Eiweissstoffen enthalten, und wir sehen, dass gerade bei diesen Futtermitteln unsere Lastthiere (Pferd und Rind) zu sehr erheblicher Arbeitsleistung befähigt werden. Der geringe Mehrverbrauch an Eiweissstoffen, der neben der vermehrten Zerstörung N-freier Stoffe bei der Muskelthätigkeit nachweisbar ist, ist auf den Umsatz eiweisshaltiger Muskelsubstanz zu beziehen, aber nur in dem Sinne, dass infolge der Thätigkeit die Muskelsubstanz selbst, ähnlich wie die Eisentheile bei der Dampfmaschine, einer Abnutzung unterliegt. Daher ist für die Arbeitsleistung auch Mehrzufuhr eiweisshaltiger Nahrung, wenn auch in geringerem Maasse erforderlich, aber nur um den Muskel in gutem Stande zu erhalten (S. 277), um den Wiederersatz der sich abnutzenden Formelemente, an deren Integrität schliesslich jede physiologische Leistung gebunden ist, zu ermöglichen.

Versuche von E. Wolff und Kellner haben für das Pferd bei der Arbeitsleistung und bei constantem Futter, das täglich rund 810 Grm. verdauliches Eiweiss, 200 Grm. Fett und 4100 Grm. Kohlehydrate bot, eine beträchtlich vermehrte Zerstörung von Eiweiss gefunden. Auch einseitige Steigerung des Futtereiweiss bis auf 1200 Grm. pro Tag liess die Zunahme des Eiweisszerfalles bei der Arbeit unbeeinflusst. Als aber in einer weiteren Versuchsreihe die Kohlehydrate und Fette des Futters auf 4540 bezw. 245 Grm. erhöht wurden, blieb die N-Ausscheidung durch den Harn fast ganz genau dieselbe, gleichviel ob das Thier mässig oder stark arbeitete. Also hat Muskelthätigkeit nur dann einen grösseren Eiweissverbrauch zur Folge, wenn weder in der Nahrung noch am Körper genügende Mengen N-freier, C-haltiger Stoffe (Kohlehydrate, Fette) zur Verfügung sind.

Muskelermüdung. Einen vom Organismus getrennten Muskel kann man als ein Reservoir von Stoffen ansehen, von denen ein Theil bei jeder Zusammenziehung verbraucht wird. Es ist daher auch klar, dass die Arbeit des Muskels nur beschränkte Zeit dauern kann, indem ein Zeitpunkt eintreten wird, wo die Vorräthe an zersetzbaren Stoffen im Muskel erschöpft sind; dann tritt nothwendiger Weise Stillstand ein. Diesen Zustand, in dem die Arbeitsleistung des Muskels herabgesetzt ist und schliesslich ganz sistirt, bezeichnet man als Ermüdung. Eine solche Ermüdung tritt leicht ein, wenn der ausgeschnittene Muskel anhaltend tetanisirt wird. In diesem Zustand zeigt der gereizte Muskel ein längeres Stadium der latenten Reizung (S. 332), die Hubhöhe ist niedriger und der Ablauf der Zuckung erfolgt gedehnter, das Stadium der steigenden, noch mehr das der sinkenden Energie ist zeitlich verlängert; auch bleibt häufig ein Verkürzungsrückstand (S. 332). Lässt man nur Einzelreize in Intervallen, sog. rhythmische Reize auf den Muskel einwirken, so kann er viel länger thätig bleiben. Da dem ausgeschnittenen Muskel für die bei der Thätigkeit verbrauchten Stoffe kein Ersatz zugeführt wird, so deutet diese Erfahrung darauf, dass schon die Anhäufung der bei der Muskelthätigkeit gebildeten Umsatzproducte zum Theil an der schnellen Ermüdung Schuld ist. Hierfür spricht auch J. Ranke's Versuch: stellt man von anhaltend thätig gewesenen Froschmuskeln ein Wasserextract her, in das ein grosser Theil der bei der Zusammenziehung gebildeten Stoffe übergeht, und spritzt diese, analog der Fleischbrühe (S. 282), neben den Fleischbasen (Kreatin u. s. w.) auch Milchsäure und saures phosphorsaures Kali enthaltende Flüssigkeit in die Gefässe eines frischen Muskels, so büsst dieser dadurch seine Leistungsfähigkeit ein. So soll nach Preyer schon $^1/_{1800}$ vom Gewicht des Muskels an Milchsäure genügen, dem Muskel einen beträchtlichen Theil seiner Leistungsfähigkeit zu rauben. Wäscht man diese „Ermüdungsstoffe“ z. B. durch Hindurchleiten einer $^3/_4$proc. NaCl-Lösung durch die Blutgefässe aus, so fängt der Muskel wieder an, auf Reize mit Zuckungen zu antworten.

Anders liegen die Verhältnisse bei dem im unversehrten Zu-

sammenhange mit dem Körper befindlichen Muskel. Hier können durch das Venenblut und die Lymphe die bei der Muskelarbeit gebildeten Stoffe aus dem Muskel fortgeschwemmt werden und in den allgemeinen Kreislauf übertreten, andererseits aber durch den arteriellen Blutstrom dem Muskel, zum Ersatz des verbrauchten, neues Nährmaterial und Sauerstoff zugeführt werden. Auch dürfte die stetige Neutralisation der bei der Thätigkeit gebildeten Milchsäure durch das Alkali des Blutes für die Erhaltung der Reactionsfähigkeit des Muskels nicht ohne Bedeutung sein. So begreift es sich, dass der vom Blut durchströmte Muskel auch grösserer Arbeitsleistung fähig ist, als der blutleere, vom Körper losgelöste (S. 338). Für die Muskeln der Warmblüter ist diese stetige Zufuhr arteriellen Blutes so unentbehrlich, dass der ausgeschnittene Muskel ausserordentlich schnell seine Leistungsfähigkeit einbüsst. Ebenso büsst auch der von der Blutzufuhr abgesperrte Säugethiermuskel im Körper des lebenden Thieres allmälig seine Reactionsfähigkeit ein (Stensen'scher Versuch [1667]), so nach Schiffer die Muskeln des Hinterbeins infolge Unterbindung der Aa. iliacae schon nach 4 Stunden. Aber auch ausgeschnittene Muskeln der Warmblüter kann man, wie C. Ludwig und A. Schmidt gezeigt haben, durch künstliche Durchblutung für längere Zeit (20—24 Stunden) leistungsfähig erhalten. Nun tritt aber bei andauernder Thätigkeit auch bei dem blutdurchströmten Muskel Ermüdung ein. Hier hat man sich wohl vorzustellen, dass bei dem grossen Stoffverbrauch und bei der reichlichen Bildung von Zersetzungsproducten infolge anhaltender Thätigkeit die Abfuhr der Ermüdungsstoffe wie die Zufuhr neuen Ernährungsmaterials in nicht ausreichender Weise erfolgt. Findet aber ein passender Wechsel zwischen Ruhe und Thätigkeit statt, so können in den Intervallen zwischen den einzelnen Contractionen die verbrauchten Stoffe fortgeschwemmt und durch frische ersetzt werden, sodass der Muskel sich am Ende der Ruhepause wieder auf dem Bestande an zersetzbaren Stoffen befindet, wie beim Beginn der Thätigkeit. So ist es zu verstehen, weshalb eine zweckmässige Abwechselung von Ruhe und Thätigkeit den Muskel so ausserordentlich leistungsfähig erhält. Ja es kann sogar die Leistungsfähigkeit des Muskels zunehmen, wenn im Verein mit häufiger Beanspruchung „Uebung" der Stoffumsatz reichlicher wird als der Stoffverbrauch (Arbeitshypertrophie, Volumenszunahme der Muskeln). Diese verschiedenen Zustände der Leistungsfähigkeit der Muskeln bezeichnet man auch als Herabsetzung resp. Steigerung ihrer Erregbarkeit.

Ueberleben des Muskels. Muskelstarre. Ausgeschnittene Muskeln überdauern die Trennung vom Gesammtorganismus sehr verschieden lange Zeit, je nach der Thierart und der Temperatur der Umgebung. Säugethiermuskeln bleiben selbst unter günstigen Bedingungen (bei feuchter Luft und mittlerer Zimmertemperatur) nur etwa $1/2$ Stunde lang noch zuckungsfähig, Froschmuskeln viele Stun-

den bis Tage. Bei niederer Temperatur (0 bis 4° C.) und Schutz vor Austrocknung hat man Froschmuskeln sogar noch 8—10 Tage reactionsfähig gefunden; Temperaturen über 40° heben dagegen sehr rapide die Leistungsfähigkeit der Muskeln auf. Reagirt der Muskel auf Reize nicht mehr, so stellen sich bald gewisse Veränderungen an ihm ein, die Muskeln werden heller, dabei trüb, weniger dehnbar und leichter zerreislich. Diese Veränderungen treten bei den von der Blutzufuhr so ausserordentlich abhängigen Säugethiermuskeln kurze Zeit nach dem Tode des Individuums d. h. nach dem Aufhören der Athem- und Herzbewegungen auf. Zunächst sinkt, der Schwere folgend, der Kiefer auf die Brust herab, die etwa geöffneten Augenlider sowie die Arme fallen passiv herab. Nach einiger Zeit (zwischen $^1/_4$ und 7 Stunden nach dem Tode) fängt die Leiche an steif zu werden. Man bezeichnet deshalb den Zustand des Absterbens der Muskeln als Todtenstarre (Rigor mortis) oder besser als Muskelstarre. Die Starre beginnt nach Nysten's (1817) Beobachtungen ganz gesetzmässig an den Beiss-, Gesichts- und Nackenmuskeln, steigt dann in den Rumpf und die oberen Extremitäten und schliesslich in die Beine hinunter. Es erfordert nun eine ausserordentliche Kraft, um die Gelenke zu biegen. Hat die Leiche 10—18 Stunden im starren Zustande verharrt, dann löst sich die Starre in derselben Ordnung, wie sie gekommen, d. h. von oben nach unten fortschreitend. Wie es bei den Kaltblütern längere Zeit bis zum Eintritt der Muskelstarre bedarf, so hält auch dieses Stadium länger an, und auch die Lösung der Starre erfolgt langsamer. Da die Muskeln stets in der Stellung starr werden, in der sie sich im Augenblicke des Todes befanden, so ist die Vermuthung, als wäre die Starre einer Contraction vergleichbar, von der Hand zu weisen; vielmehr handelt es sich nur um eine Erhärtung der Muskeln. Ebenso wie infolge der Sistirung des Blutumlaufes nach dem natürlichen Tode, tritt auch nach Absperrung der Blutzufuhr zu den Muskeln infolge Unterbindung der zuführenden Arterie, sobald nach 4—5 Stunden die Erregbarkeit des Muskels aufgehört hat (S. 345), die Starre ein.

Wie du Bois-Reymond gezeigt hat, reagiren todtenstarre Muskeln auch noch nach Lösung der Starre sauer, und zwar wie beim Tetanus infolge Bildung von Milchsäure, die sich nach Werther zumeist auf Kosten des Muskelglycogens bildet; die Milchsäure setzt sich mit dem Kaliumphosphat des Muskels so um, dass sich milchsaures Kalium neben Monokaliumphosphat KH_2PO_4 (saures phosphorsaures Kalium) bildet, welch letzterem die saure Reaction zu verdanken ist. Die Starre tritt um so rapider auf, je stärker die Muskeln vor dem Tode gearbeitet haben, so z. B. nach dem durch Vergiftung mit dem Alcaloid der Brechnuss (Strychnin) erzeugten Tetanus schon in wenigen Minuten. Die Lösung der Starre erfolgt, wenn die Bildung von Säure eine gewisse Grösse erreicht hat, weiterhin schliesst sich die Fäulniss an, bei der unter Entwick-

lung von Ammoniak aus den Eiweissstoffen die Reaction in die alkalische umschlägt.

Auf dem Phänomen der Todtenstarre und der weiteren Lösung derselben beruht die bekannte Erfahrung, dass frisch geschlachtetes Fleisch beim Kochen hart und zäh wird, während in solchem, das längere Zeit nach dem Schlachten noch gelegen hat, infolge reichlicher Säurebildung das Bindegewebe aufgelockert wird, daher das Fleisch auch weicher und mürber ist.

Dass nicht etwa die Gerinnung des im Muskel enthaltenen Blutes die Ursache der Todtenstarre ist, wird dadurch bewiesen, dass auch der vollständig blutleere Muskel eines Frosches, dessen Blut man durch $^3/_4$ proc. NaCl-Lösung ersetzt hat, starr wird. Brücke hat schon (1842) ausgesprochen, es möchte, analog wie im Blute, irgend ein Bestandtheil im Muskelprimitivbündel selbst gerinnen. Diese Vermuthung ist erst durch Kühne (1859) experimentell bestätigt worden. Mit $^3/_4$ proc. NaCl-Lösung ausgespritzte und in der Kälte ausgepresste Froschmuskeln liefern einen Saft, der eine klare neutral reagirende Flüssigkeit darstellt, das „Muskelplasma". Nach einigen Stunden geht bei Zimmertemperatur das Plasma in eine Gallerte über und zwar ungefähr in der nämlichen Zeit, wo andere Muskeln unter den gleichen Bedingungen todtenstarr werden, zugleich schlägt die Reaction nach und nach in die saure um. Diese gerinnbare Eiweissubstanz nannte Kühne: Myosin; sie ist eine Globulinsubstanz, unlöslich in Wasser, löslich in 10 proc. Kochsalz- oder Salmiaklösung, ebenfalls löslich in 0,1 proc. HCl unter Bildung von Acidalbuminat oder Syntonin (S. 136). Die Erstarrung ist also ein Process, vergleichbar der Blutgerinnung (S. 23), bei dem ein im lebenden Muskel im flüssigen Zustand enthaltener Eiweissstoff „Myosinogen", wahrscheinlich unter dem Einfluss eines Fermentes analog dem Fibrinferment, in den geronnenen Zustand, Myosin, übergeht. Während des Erstarrens wird nach Fick u. A. Wärme frei, theils infolge des Ueberganges des gelösten Myosinogen in den festen Zustand, theils infolge von Verdichtung des Gewebes. Befreit man Muskeln durch Ausspritzen mit 10 proc. NaCl-Lösung von dem gerinnbaren Körper, dem Myosinogen, so werden sie auch nicht todtenstarr. Alle diejenigen Einwirkungen, welche die Gerinnung des Myosinogen beschleunigen, befördern auch den Eintritt der Starre. Gleichwie bei Temperaturen über 40° C. der Muskel schnell in Starre verfällt, so gerinnt auch der ausgepresste myosinhaltige Muskelsaft, das Muskelplasma bei 45° unter Säurebildung innerhalb weniger Minuten.

Wirft man dagegen Muskeln auf einen Augenblick in siedendes Wasser, so werden sie ganz hart und weiss, ohne zu erstarren und ohne ihre neutrale oder alkalische Reaction einzubüssen. Das Gleiche ist der Fall bei der durch Mineralsäuren herbeigeführten Starre. Durch diese Einwirkungen wird auch der andere im Muskel vorkommende, in Wasser lösliche und bei 75° gerinnende Eiweisskörper, das Albumin coagulirt. Man spricht auch von „Wasser-

starre, Chloroformstarre“ etc. als den Zuständen, welche sich einstellen, wenn man reines Wasser, Chloroform etc. in die Muskeln einspritzt. Man könnte so viele Starren unterscheiden, als es chemische Agentien giebt, welche das Myosinogen zum Gerinnen bringen.

Isolirte Reizung. Wird ein dünner parallelfaseriger Muskel z. B. der Sartorius oder Gracilis des Frosches mittels nadelförmiger Electroden an einer ganz beschränkten Stelle, also partiell durch Inductionsströme gereizt, so sieht man die Contraction sich nur in den unmittelbar vom Reiz getroffenen Muskelfasern der Länge nach fortpflanzen; alle übrigen Fasern, auf die der Reiz nicht eingewirkt hat, bleiben in Ruhe. Jede einzelne Muskelfaser bildet gewissermaassen einen abgeschlossenen Bezirk für sich, in welchem die an einem Theil erregte Zusammenziehung sich über die ganze Faser verbreitet, dagegen findet eine Verbreitung der Quere nach auf die angrenzenden Fasern nicht statt. Man bezeichnet diese Art der Erregung als isolirte Reizung; sie ist den quergestreiften Muskelfasern geradezu eigenthümlich. Die bei partieller Reizung auftretende Contraction, die Verdickung erstreckt sich nicht sofort über den ganzen Muskel, vielmehr sieht man, besonders schön unter dem Mikroskop, die Zusammenziehung von der gereizten Stelle beginnend auf davon entferntere weiter fortschreiten, es läuft gleichsam eine Contractionswelle von dem Ort der Reizung nach beiden Seiten den Muskel entlang. Setzt man auf einen Muskel unweit des oberen und unteren Endes je einen krückenförmigen Hebel auf und bringt man am oberen Ende die Reizelectroden an, so werden, da die Contractionswelle zunächst den dem Reize näheren Hebel und dann erst den entfernteren Hebel emporhebt, die von beiden Hebeln am Myographion aufgeschriebenen Zuckungscurven (S. 331) einen gewissen Horizontalabstand von einander zeigen, aus dem, da die Entfernung beider Hebel gemessen werden kann, sich die Geschwindigkeit der Contractionswelle direct berechnen lässt. Für den Froschmuskel fanden sie Bernstein und Steiner zu 3—4 Mtr., für den Kaninchenmuskel bis zu 6 Mtr. in der Secunde. Mit der Entfernung der Muskeln aus dem Körper, mit der Abkühlung und mit dem Absterben des Muskels wird die Fortpflanzungsgeschwindigkeit immer langsamer und hört schliesslich ganz auf; umgekehrt beträgt sie beim lebenden Menschen nach L. Hermann 10—13 Mtr. Gewissermaassen den Uebergang von den quergestreiften zu den glatten Muskeln bildet die Musculatur des Herzens, in der sich nach Engelmann und Marchand die Contraction mit der Geschwindigkeit von nur 0,15 Mtr. in der Sec. fortpflanzt.

Führt man zu dem einen Ende eines parallelfaserigen Muskels (z. B. Sartorius) die Anode (positive Electrode), zum anderen die Kathode (negative Electrode) eines constanten Stromes, so lässt sich mit Hilfe zweier registrirender Fühlhebel, von denen der eine der Anode, der andere der Kathode zu-

nächst aufsitzt, zeigen, dass bei Stromschluss die Erregung an der Kathode entstanden ist und sich von hier über den Muskel ausgebreitet hat, bei der Stromöffnung die Erregung von der Anode ausgegangen ist (vergl. S. 326).

Eigenthümlichkeiten der blassen (weissen) quergestreiften Musculatur. Bei manchen Thieren, insbesondere bei Kaninchen, erscheinen die meisten Muskeln regelmässig blass und nur einzelne roth; zu jenen gehört z. B. der Gastrocnemius, zu diesen der Soleus. Die blassen Primitivfasern sind nach Ranvier durchschnittlich schmäler, ihre Querstreifung dichter, die Muskelkörperchen (Kerne) spärlicher als bei den rothen. Nach Ranvier's Fund ist das Latenzstadium und die Zuckungsdauer (S. 331) der blassen Muskeln viel kürzer als die der rothen, die nach Rollet in maximo 4 mal so lang sein und bis zu einer Secunde betragen kann, daher man auch die blassen Fasern als „flinke“, die rothen als „träge“ bezeichnet. Ebenso ist die Erregbarkeit der blassen beträchtlich höher, dagegen ermüden sie leichter, büssen nach Grützner durch Absperrung der Blutzufuhr wie durch Vergiftung schneller ihre Reactionsfähigkeit ein. Da ihre Erregbarkeit an sich eine grössere ist als die der rothen, so werden von einem gemeinsamen Nervenstamme aus innervirte rothe und blasse Muskeln bei Reizung des Nerven mit schwachen Strömen nicht gleichzeitig sich contrahiren, sondern zuerst die blassen und daher zunächst die Wirkung der letzteren in die Erscheinung treten. Schon Ritter hatte bei schwacher Reizung des Hüftnerven vom Frosch zunächst nur die Beuger sich contrahiren sehen; wie Grützner gefunden, kommen den Flexoren die physiologischen Eigenschaften der blassen, den Extensoren diejenigen der rothen Muskeln zu. Endlich ist nach Grützner die Zuckungshöhe und die absolute Kraft bei der Einzelzuckung der weissen Muskeln viel bedeutender als die der rothen, dagegen ist die Höhe des Tetanus und die Arbeitsleistung im Tetanus bei den rothen ceteris paribus 2—4 mal so gross als bei den weissen. Nach Gleiss bilden die rothen weniger Säure bei der Arbeit, sind ärmer an Glycogen und Myosin und entwickeln auch weniger Wärme bei der Thätigkeit.

Die rothe Farbe ist aber nur in einzelnen Fällen Begleiterscheinung der physiologischen Verschiedenheit. Bei Mensch und und Hund sind alle Muskeln roth, und doch enthalten sie flinke und träge Fasern, wie sich denn überhaupt flinke und träge Fasern nach Grützner fast in jedem Muskel der verschiedensten Säuger neben einander finden.

Glatte Muskelfasern. Wo glatte Muskelfasern in einer continuirlichen Schicht sich vorfinden, wie am Darm und am Ureter, sieht man die an einer beschränkten Stelle erregte Zusammenziehung sich wellenförmig oder, wie man zu sagen pflegt, peristaltisch auf die benachbarten Faserzellen ausbreiten und allmälig über die ganze Muskelschicht sich fortpflanzen. Hiermit scheint

ein principieller Unterschied zwischen beiden Muskelarten gegeben zu sein. Diese successive Fortpflanzung der Zusammenziehung glatter Muskelfasern erfolgt im Vergleich mit den quergestreiften sehr langsam, nach Engelmann nur mit einer Geschwindigkeit von ca. 25 Mm. in der Secunde, und dementsprechend ist es auch möglich den zeitlichen Verlauf dieser Bewegung mit blossem Auge aufzufassen. Bringt man auf eine solche Ausbreitung glatter Faserzellen einen momentanen Reiz an z. B. einen Oeffnungsinductionsschlag, so fällt zunächst auf, dass eine wahrnehmbare Zeit verfliesst, ehe die Zusammenziehung beginnt, dass diese nur ganz allmälig ihr Maximum erreicht und ebenso allmälig wieder nachlässt, um die Muskelfasern zu ihrer natürlichen Form zurückkehren zu lassen. Nach Untersuchungen von Sertoli an dem parallelfaserigen Musc. retractor penis vom Pferd, Hund und Esel beträgt die Dauer der einzelnen Contraction 90—120 Secunden, das Latenzstadium $^4/_5$ Secunde, die mittlere Dauer der Verkürzung 15—20 Secunden; es läuft also jedes einzelne Stadium des Contractionsvorganges beim glatten Muskel etwa 100 mal so langsam ab als beim quergestreiften (S. 331). Abkühlung verzögert, Erwärmung beschleunigt nach P. Schultz den Ablauf der Contraction. Demnach besteht bezüglich des Ablaufes der Zusammenziehung zwischen beiden Faserarten nur ein gradueller Unterschied. Sehr bemerkenswerth ist nach Sertoli die Erregbarkeitsdauer des M. retractor penis; auch nach Entfernung aus dem Thierkörper konnte er noch 5—7 Tage lang auf Reizung zur Zusammenziehung gebracht werden.

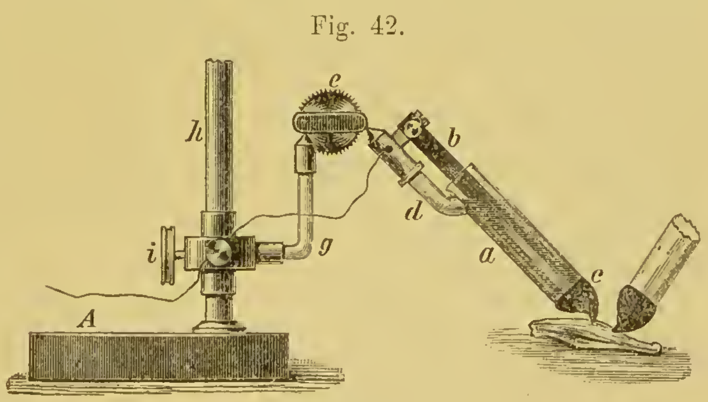
Im Allgemeinen sind die quergestreiften Muskelfasern, einzig und allein die des Herzens ausgenommen, willkürlich beweglich d. h. sie können durch den Willen zur Zusammenziehung gebracht werden, während die glatten Muskelfasern dem Willen nicht unterworfen und meist durch örtliche Reize, so in den Blutgefässen, dem Ureter, dem Darm etc. durch den Druck oder Reiz des darin befindlichen Inhaltes, in der Haut (S. 248) und im Scrotum durch thermische Einflüsse erregungsfähig sind, und zwar wirken niedere Temperaturen contrahirend, hohe erschlaffend. Die Verkürzungsgrösse der glatten Faserzellen beträgt nach Beobachtungen an den Ringmuskeln des Darms und der Gefässe bis zu $^4/_5$ ihrer Länge. Wegen der Schwierigkeit ihrer Isolirung sind die elastischen und mechanischen Verhältnisse der glatten Muskeln nur wenig bekannt. Ihre chemische Zusammensetzung scheint der der quergestreiften Muskelfasern zu gleichen, Glycogen und Milchsäure sind darin nachgewiesen, nicht aber Myosin, sondern nur das um 45° gerinnende Musculin; ihre Reaction hat man auch nach wiederholter Verkürzung neutral oder alkalisch gefunden (nur der fast dauernd contrahirte Schneckenschliessmuskel reagirt nach Bernstein sauer). Die Wärmebildung bei der Thätigkeit ist nach Danilewsky minimal. Auch eine Muskelstarre kommt an ihnen vor; wodurch dieselbe bedingt wird, ist bei dem Fehlen von Myosin noch unbekannt. Bei Erwärmung auf 57° sterben die Fasern ab. Die bei den quer-

gestreiften Muskeln constante Säurebildung im Stadium der Muskelstarre (S. 346) ist nach du Bois-Reymond bei den glatten Muskeln nicht zu beobachten.

Electrische Erscheinungen am Muskel. Schon im vorigen Jahrhundert hat man den thierischen Theilen, insbesondere den Muskeln und Nerven Electricitätsentwicklung zugeschrieben und auf letztere zum Theil den Vorgang der Nervenerregung zurückgeführt. Hierüber ist zwischen Galvani und Volta ein heftiger Streit entbrannt (1791). Volta, welcher die thierische Electricität auf die durch die Ungleichartigkeit der in Frage kommenden thierischen Theile hervorgerufenen electrischen Spannungen zurückführte, blieb Sieger. Auch die scharfsinnigen Einwände und Versuche von Alex. v. Humboldt (1797) vermochten jene Anschauung nicht zu verdrängen. Erst den Versuchen von Matteucci (1840) und vollends den 1842 begonnenen umfassenden, durch eine klassische Methodik ausgezeichneten Untersuchungen von E. du Bois-Reymond verdanken wir die eingehende Kenntniss der Erscheinungen und ihrer Gesetzmässigkeit.

Legt man an einen von electrischen Strömen durchflossenen Leiter oder an einen Körper, in dessen Innerem electromotorische Kräfte vorhanden sind, einen gekrümmten Draht an, so kann sich ein Theil der Ströme, welche im Leiter oder im electromotorischen Körper vorhanden sind, durch diesen Draht ergiessen. Es wird gleichsam ein Theil der electrischen Strömung aus dem resp. Körper abgeleitet und kann nun mittels eines, in diesen Stromzweig eingeschalteten Galvanometers auf seine Grösse und seine Richtung untersucht werden. Die Stärke und Richtung des so abgeleiteten Stromzweiges hängt nur ab von dem Unterschiede der electrischen Spannungen an den berührten Punkten, den sog. Fusspunkten des ableitenden Bogens, und von dem Widerstande des Bogens selbst. Geht man mit dem ableitenden Bogen die Oberfläche des zu untersuchenden Objectes entlang, so kann man die Anordnung der electrischen Spannungen an den einzelnen Punkten der Oberfläche bestimmen. Allein die Grösse dieser electrischen Spannungen an der Oberfläche ist ja nicht zu verwechseln mit der Stärke der im Inneren vorhandenen electrischen Ströme, ja die erstere erlaubt durchaus keinen Schluss auf letztere. Was also als „electromotorische Kraft“ gemessen wird, ist nur die Differenz der electrischen Spannungen an den Fusspunkten des ableitenden Bogens.

Fig. 42.



Unpolarisirbare Electroden.

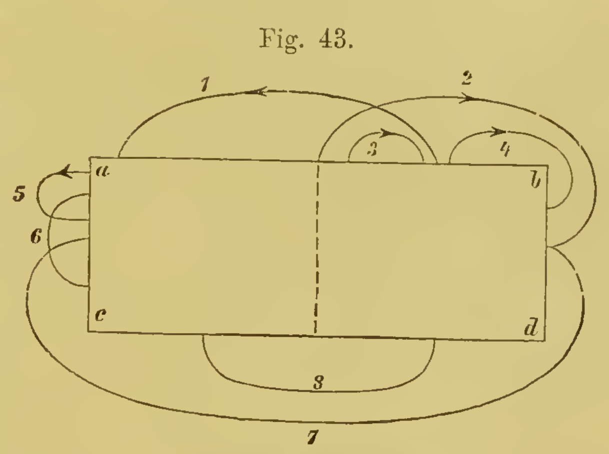
Metallische Drähte sind niemals so gleichartig, dass nicht bei Berührung mit Flüssigkeiten

bezw. mit feuchten thierischen Theilen an den Berührungsstellen selbst Electricität entwickelt würde; abgesehen davon entstehen beim Durchgang eines Stromes an den Berührungspunkten der Drähte mit den feuchten Leitern Polarisationsströme. Deshalb sind metallische Drähte als ableitende Bögen thierischer Theile durchaus zu vermeiden. Dagegen ist amalgamirtes Zink, in concentrirte Zinkvitriollösung getaucht, gleichartig und unpolarisirbar. du Bois-Reymond's unpolarisirbare Electroden (Fig. 42) bestehen aus einer an einem Stative A h verschiebbaren plattgedrückten Glasröhre d a, die unten durch einen Stopfen c von (mit $^3/_4$proc. Kochsalzlösung angerührtem) Thon geschlossen ist. In dem mit concentrirter Zinkvitriollösung gefüllten Glasrohr a steckt ein amalgamirter Zinkblechstreifen b. Den hervorragenden Theil des Thonstopfens formt man zu einer Spitze, welche den zu untersuchenden Leiter möglichst punktförmig berühren soll. In der Figur sieht man noch einen zweiten gleichen Apparat (abgebrochen); beide Thonspitzen leiten den Strom ab.

Strom des ruhenden Mukels. Zum einfacheren Verständniss der electrischen Erscheinungen am Muskel empfiehlt es sich von einem regelmässigen parallelfaserigen Muskel auszugehen. Einen solchen Muskel kann man als einen Cylinder betrachten, dessen gesammte Oberfläche oder Mantel den natürlichen Längsschnitt und dessen an die Sehnen anstossenden Grundflächen die natürlichen Querschnitte vorstellen. Schneidet man aus diesem durch zwei senkrecht auf die Faserrichtung geführte Schnitte ein Stück aus, so erhält man ein sog. regelmässiges Muskelprisma, an dem man nun den Mantel als Längsschnitt, die Schnittflächen senkrecht zur Axe des Cylinders als künstliche Querschnitte bezeichnet. Unter Aequator versteht man einen Kreis, der von beiden Endflächen des Prismas gleich weit entfernt ist. Symmetrische Punkte sind solche, die gleich weit vom Aequator entfernt liegen. du Bois-Reymond hat nun als Hauptgesetz gefunden, dass alle Theile des (natürlichen oder) künstlichen Querschnittes sich stark negativ verhalten gegen alle Theile des natürlichen oder künstlichen Längsschnittes. Schaltet man das prismatische Muskelstück in einen Kreis ein, in dem sich ein Galvanometer befindet, so zeigt das Galvanometer den Strom zwischen den Ableitungsstellen des Muskels, den sog. Fusspunkten des ableitenden Bogens an. Dieser Strom zeigt stets die Richtung vom Längsschnitt zum Querschnitt, also im Muskel vom Querschnitt zum Längsschnitt. Allein die electrischen Spannungen über dem Längsschnitt sind nicht allenthalben gleichmässig; die höchste Spannung besteht am Aequator und fällt von da gegen die Enden des Längsschnittes regelmässig und allmälig ab. Daher verhält sich von den verschiedenen Punkten des Längsschnittes jeder dem Aequator nähere Punkt positiv gegen jeden entfernteren; Ableitung von jedem dem Aequator näheren zu jedem davon entfernteren Punkt, also von unsymmetrischen Punkten des Längsschnittes gibt jedesmal einen vom ersteren zum letzteren gerichteten Strom. Die beiden Enden der Cylinder-

axe heissen Pole; an den Polen herrscht die stärkste negative Spannung und fällt von da nach den Enden des Querschnittes regelmässig ab; man erhält nach dem Obigen im ableitenden Bogen Ströme, welche vom Aequator zum Pol gehen, und ferner Ströme von Punkten des Querschnittes, welche von den Polen entfernter gelegen sind, zu näheren. Ist der ableitende Bogen dem Muskel angelegt derart, dass das Galvanometer einen Strom anzeigt, so bezeichnet man dies als wirksame Anordnung, und zwar ist die Anordnung stark wirksam, wenn die beiden Enden des ableitenden Bogens auf Längs- und Querschnitt aufruhen, schwach wirksam, wenn sie auf unsymmetrische Punkte nur einer Flächenbegrenzung, also Längsschnitt oder Querschnitt allein, aufgesetzt werden. Leitet man zwei symmetrische Punkte des Längs- oder Querschnittes ab, so zeigt das Galvanometer keinen Strom an, die Anordnung ist, wie man sagt, unwirksam.

Fig. 43.



Ströme des Muskelprismas.

In Fig. 43 stellt das Rechteck a b c d einen Schnitt durch das Muskelprisma vor, ab und c d sind die Durchschnitte durch den Längsschnitt, a c und b d die Durchschnitte durch den Querschnitt; die gekrümmten Linien darüber sollen die zum Galvanometer geführten ableitenden Bögen und die darin gezeichneten Pfeile die Richtung der im ableitenden Bogen kreisenden Ströme andeuten. Nur die Bögen 6, 7, 8 entsprechen, da sie symmetrische Punkte berühren, unwirksamen Anordnungen.

Jedem, auch dem kleinsten Muskeltheilchen kommt der Muskelstrom zu. Bemerkenswerth ist es, dass diese Ströme um so stärker, ihre electromotorische Kraft um so grösser wird, je dicker und je länger der Muskel ist.

Nur der noch erregbare contractionsfähige Muskel zeigt den gesetzmässigen Muskelstrom; dieser hält mit der Leistungsfähigkeit des Muskels gleichen Schritt, nimmt also an Stärke ab in dem Maasse, als die Leistungsfähigkeit des Muskels sinkt. So ist nach Roeber der Muskelstrom bei starker Ermüdung sehr geschwächt; unmittelbar nach dem Tode dagegen, sowie im blutüberfüllten Muskel ist der Muskelstrom stärker, als sonst am ausgeschnittenen Muskel, aber in den erwähnten Fällen ist auch die Leistungsfähigkeit der Muskeln eine grössere. Sobald dagegen der Muskel todtenstarr wird, hört der Muskelstrom auf.

Die Muskelströme sind ferner um so stärker, je entwickelter das Muskel-

gewebe ist. Die Muskeln sämmtlicher Thiere, soweit sie untersucht sind, zeigen den Muskelstrom. Glatte Muskelfasern besitzen den Strom nur in sehr geringer Stärke. Der Muskelstrom nimmt nach Steiner mit der Temperatur und zwar von +2 bis 5° C. beginnend an Stärke zu, um zwischen 35 bis 40°, also bei Blutwärme sein Maximum zu erreichen; darüber hinaus sinkt wieder die Stromstärke.

Ausser der Wirkung auf das Galvanometer ist der Muskelstrom noch vieler anderen, so auch einer chemischen Wirkung fähig, indem er wie der galvanische Strom electrolytisch wirkt, so z. B. aus in seinen Kreis eingeschalteter Jodkaliumlösung am positiven Pole das Jod frei macht und daher farblosen Jodkaliumstärkekleister bläut.

Bei dem allgemeinen Gesetz der Nervenerregung werden wir die einfachste, den ruhenden Muskelstrom beweisende Versuchsanordnung kennen lernen, die sog. Volta'sche Zuckung ohne Metalle.

Da die natürlichen Muskeln meist keine geraden, sondern schräge Querschnitte darbieten, so ist es von Interesse zu wissen, wie verhalten sich die Spannungen in einem solchen „Muskelrhombus". Nach du Bois-Reymond lässt sich das Gesetz der schrägen Querschnitte, auch das Gesetz der Neigungsströme genannt, kurz so aussprechen: es verhält sich eine jede stumpfe Ecke eines Muskelrhombus stark positiv gegen eine jede spitze Ecke. Die Ströme solcher Muskelrhomben sind stärker als diejenigen Ströme, welche man vom Längsschnitt und senkrechtem Querschnitt erhält, weil, je schräger der Querschnitt, er um so negativer wird. Dergleichen Neigungsströme erhält man auch von natürlichen Muskelrhomben z. B. dem Gastrocnemius des Frosches.

Die electrischen Spannungsverhältnisse, welche die Oberflächen lebender Muskeln zeigen, werden zurückgeführt auf im Innern des Muskels vorhandene electromotorische Kräfte; man spricht in diesem Sinne auch von der „Präexistenz der electrischen Gegensätze im Muskel".

Parelectronomie nennt du Bois-Reymond das abweichende electrische Verhalten, welches ausgeschnittene, aber unversehrte und mit einer sehnigen Ausbreitung versehene Muskeln, z. B. der Gastrocnemius des Frosches zeigen, insofern dieselben häufig sehr schwach electrisch, ja zuweilen in umgekehrter Richtung wirken, derart, dass der natürliche Querschnitt positiv gegen den Längsschnitt ist. Sofort aber tritt die gewöhnliche starke Wirkung und die normale Stromrichtung ein, sobald der von der Sehne bekleidete natürliche Querschnitt durch Aetzen mit Säuren oder Alcohol, ja sogar schon durch Berühren mit schweissigen (sauren) Fingern entfernt und so der natürliche Querschnitt in einen künstlichen verwandelt wird. L. Hermann erscheint gerade die Parelectronomie als ein Beweis für die von ihm zäh vertretene Anschauung, dass die unverletzten Muskeln keinen Ruhestrom zeigen und dass, wo derselbe nach Anlegung eines Querschnittes auftritt, er aus dem electrischen Gegensatz zwischen dem natürlichen (weil unverletzten) Längsschnitt und dem infolge der Schnittverletzung absterbenden Querschnitt zu erklären ist („Demarcationsstrom").

Aenderung des Muskelstromes bei der Thätigkeit. Die Contraction übt einen höchst bemerkenswerthen Einfluss auf die electromotorische Kraft des Muskels. Wird ein Muskel, der passend abgeleitet am Galvanometer seinen Ruhestrom anzeigt, mit Inductionsströmen vom Nerven aus tetanisirt, so sieht man die Ablenkung der Nadel des Galvanometers kleiner werden. Es findet eine Abnahme in den Spannungsdifferenzen der Oberflächen und zwar infolge Abnahme der electromotorischen Kraft des Muskels während des Tetanus statt. Man bezeichnet diese Abnahme des Stromes, welche der rückläufige Ausschlag der Magnetnadel anzeigt, als die negative Schwankung des Muskelstromes. Sie zeigt sich regelmässig bei der Muskelthätigkeit, gleichviel durch welche Reize dieselbe hervorgerufen wird; ja sie zeigt sich sogar, wenn der Muskel zur Zusammenziehung zwar angeregt, seine Verkürzung aber durch Anhängen eines sehr schweren Gewichtes unmöglich gemacht wird. Auch die Muskeln des lebenden Menschen zeigen bei der willkürlichen Zusammenziehung die negative Schwankung. Diesen bei der Muskelthätigkeit auftretenden Strom erkennt auch L. Hermann an und nennt ihn „Aktionsstrom". Die negative Schwankung ist in gleicher Weise ein discontinuirlicher Vorgang, wie der Tetanus (S. 338). Es schwankt dabei der Muskelstrom zwischen seiner ursprünglichen und der dem Tetanus zukommenden kleineren Grösse fortwährend und so schnell auf und ab, dass die Nadel des Galvanometer, zu träge diesen schnellen Schwankungen zu folgen, nur die Resultante aus allen diesen Stromesschwankungen anzeigt. Auf den Beweis hierfür, der durch den sog. secundären Tetanus gegeben wird, kann erst beim allgemeinen Gesetz der electrischen Erregung des Nerven eingegangen werden.

Specielle Muskelphysiologie oder die Lehre von der Verwendung der Muskeln im Körper.

Vermöge der ihnen innewohnenden Verkürzungsfähigkeit, welche auf Reize in Erscheinung tritt, sind die Muskeln befähigt, Form- oder Lageveränderungen sowohl einzelner Theile des Körpers gegen einander als des Gesammtkörpers überhaupt herbeizuführen. Man theilt die Muskeln ihrer Form nach in solide und Hohlmuskeln ein. Die letzteren finden sich in viel geringerer Menge als die ersteren und umgeben meist die Höhlen der röhren- oder schlauchförmigen Organe, so Darmcanal, Ureter, Harnblase, Blutgefässe, oder sie bilden für sich das Hohlorgan, so im Uterus. Alle diese genannten bestehen aus glatten Muskelfasern (S. 319); es erfolgen daher die Bewegungen in jenen Organen verhältnissmässig langsam und peristaltisch (S. 349). Durch die successive Verkürzung dieser Fasern wird der Inhalt des Darmcanals in der Richtung von der Eingangs- (Mund-) zur Ausgangsöffnung (After) fortgeführt, der in den Nieren bereitete Harn in die Blase geleitet und von dieser nach aussen gepresst, in den kleinen Arterien das

Lumen verengt, endlich der etwaige Inhalt des Uterus ausgestossen. An einzelnen Stellen sind um die Ausgangsöffnung eines Hohlorgans Kreisfasern in grösserer Menge angehäuft, so an der Cardia, dem Pylorus, der Urethralöffnung der Blase u. A. Sind diese contrahirt, so verwehren sie dem Inhalt den Austritt, sie fungiren daher als Schliessmuskeln oder Sphincteren. Man bezeichnet alle diese aus glatten Faserzellen bestehenden Muskeln, weil auf sie der Wille keinen oder nur einen sehr beschränkten Einfluss übt, als unwillkürliche Muskeln. Zu ihnen gehört aush ein aus quergestreiften Fasern zusammengesetzter Hohlmuskel, das Herz (S. 28).

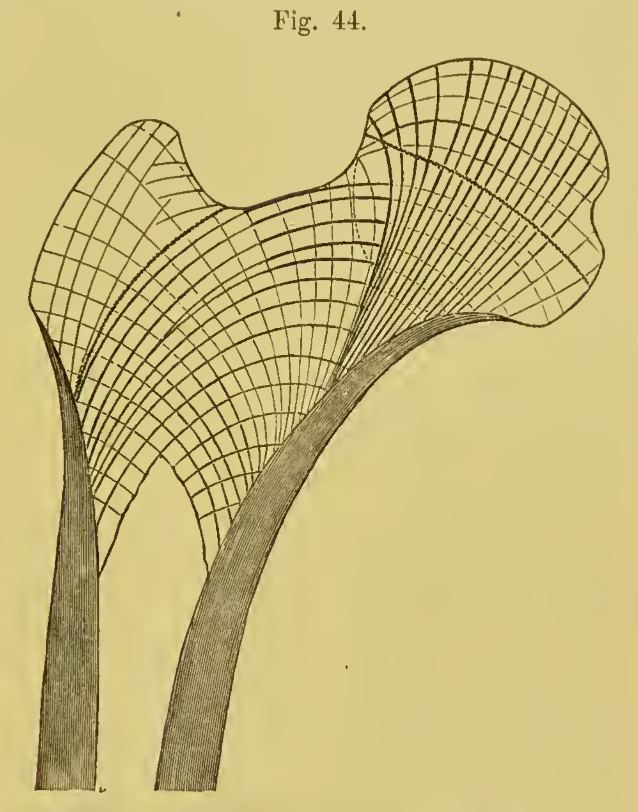
Alle übrigen quergestreiften Muskeln, die zugleich sämmtlich zu der Klasse der soliden gehören, werden vom Willen bestimmt; man bezeichnet sie deshalb auch als willkürliche Muskeln. Sie vermitteln die Ortsbewegungen, die Sprache und die Athembewegungen. Als eine seltene Abart der soliden Muskeln seien die Ringmuskeln vorweg genommen; diese umgeben gewisse Leibesöffnungen und haben entweder gar keinen Zusammenhang mit den Knochen, sodass sie bei ihrer Zusammenziehung die aus Weichtheilen gebildete Oeffnung verengern, wie der Sphincter oris und Sphincter ani int., oder sie sind an zwei diametral gegenüberliegenden Knochenpunkten befestigt, sodass sie bei ihrer Zusammenziehung den durch sie gebildeten rundlichen Spalt zu einem elliptischen machen, so der Orbicularis oculi, oder sie haben, wie der Sphincter ani ext., nur einen einzigen Ausgangspunkt am Skelet (Steissbeinspitze), zu dem sie auch zurückkehren. Alle übrigen Muskeln kann man in drei Gruppen bringen: in lange Muskeln mit vorwiegend linearer Ausdehnung (wie die grossen Strecker und Beuger), in breite Muskeln mit Flächenausdehnung in die Länge und Breite (Bauchmuskeln, Pectorales, Trapezius, Latissimus dorsi) oder fast nur in die Breite und daher platt, membranartig (Zwerchfell, Platysma, Sartorius) und endlich in kurze und dicke Muskeln (wie die der Hohlhand und Fusssohle). Da diese Muskeln in der Regel zwischen zwei Knochen ausgespannt sind, so werden sie bei ihrer Verkürzung entweder beide Knochen gegen einander bewegen oder, wenn einer von beiden festgestellt ist, den beweglichen gegen den anderen heranbringen. Nun sind aber die Knochen gegen einander vermöge der Gelenke beweglich; es ist also die Lehre von den Skeletbewegungen z. Th. identisch mit der Mechanik der Gelenke.

Mechanik der Gelenke und des Skelets.

Die Knochen in ihrer Zusammengehörigkeit, das sog. Knochengerüst, bilden die Stütze des Körpers. Sie sind unbiegsame Gebilde, welche bei relativ geringem Gewicht grösste Festigkeit besitzen. Dies ist dadurch erreicht, dass, von der festen Schale, der sog. Compacta, abgesehen, die Binnenmasse der Knochen aus

schwammiger Substanz, der sog. Spongiosa, besteht und ferner die langen oder Röhrenknochen innen mit dem fettreichen und deshalb leichten Knochenmark erfüllt oder wie bei den Vögeln hohl sind. Letzterer Umstand thut der Festigkeit der Knochen keinen wesentlichen Abbruch, da ja ein hohler Stab, wofern nur seine Wand eine gewisse Dicke besitzt, an Tragfähigkeit einem durch und durch soliden Stabe nur wenig nachsteht. Dazu kommt, dass nach den Untersuchungen von H. Meyer und besonders von J. Wolff die Bälkchen und Blättchen der Spongiosa eine regelmässige, für jeden Skelettheil besonders ausgebildete Architectur zeigen, ausnehmend deutlich der Oberschenkel. Auf einem Sagittalschnitt durch die Oberschenkelepiphyse (Fig. 44) sieht man die Bälkchen von der Grenze der compacten Substanz diesseits spitzschwibbogenförmig zur Grenze jenseits ziehen und kleine viereckige Räume einschliessen, sodass ihr Bau dem Gitterwerk einer eisernen Brücke am ehesten vergleichbar ist. Die Bälkchen sind in Curven angeordnet, entsprechend der Richtung, in der sich der Druck der Körperlast fortpflanzt. Die Natur hat, wie Wolff treffend sagt, den Knochen aufgebaut, wie der Ingenieur seine Brücke, nämlich so, dass mit einem Minimum von Materialaufwand die zweckmässigste Form und grösste Festigkeit erreicht wird. Aendert sich die Inanspruchnahme des resp. Knochens, wie bei Gelenksteifigkeit, so findet eine Umbildung und Aenderung des Bälkchensystems statt zum Zweck der Anpassung an die nunmehr stattfindenden Belastungsverhältnisse.

Fig. 44.



Architectur der Spongiosa des Oberschenkels nach J. Wolff.

Die Lehre von den Gelenken ist in neuerer Zeit durch die Untersuchungen der Brüder Wilhelm und Eduard Weber, H. Meyer, Henke, A. Fick u. A. sehr wesentlich gefördert und auf mathematisch-mechanische Grundlagen zurückgeführt worden.

Die Knochen des Körpers sind, wenn man von der vollkommen unbeweglichen Verbindung der Schädelknochen mit einander

durch Nähte und von der Einkeilung (Gomphosis) der Zahnwurzeln in die Zahnhöhlen absieht, gegen einander beweglich, indess ist der Grad dieser Beweglichkeit an den verschiedenen Gelenken verschieden.

Eine nur beschränkte Beweglichkeit ist da gestattet, wo die Knochen durch Knorpel mit einander verbunden sind; man bezeichnet diese Verbindungsform als Synchondrosen oder Symphysen. Solcher Gestalt sind die Verbindungen zwischen beiden Beckenbeinen, zwischen den Beckenbeinen und dem Kreuzbein (Synchondrosis sacro-iliaca) und die zwischen den einzelnen Wirbelkörpern. Diese Synchondrosen haben den Vortheil, dass sie sehr elastisch und deshalb ausserordentlich widerstandsfähig sind; werden so verbundene Knochen durch von aussen einwirkende Gewalten von einander entfernt oder fest auf einander gedrückt, so federn sie dann vermöge der Elasticität der Faserknorpel wieder in die ursprüngliche Lage zurück. Es liegt auf der Hand, dass je höher resp. dicker der Knorpel, um so grösser die Beweglichkeit sein wird. Ist auch die Beweglichkeit je zweier mit einander so verbundener Wirbelknochen, wenn auch allseitig, so doch nur gering, so erhält doch die Wirbelsäule durch Summirung der Bewegungen ihrer einzelnen Theile einen hohen Grad von Biegsamkeit, die besonders beim Menschen, Affen und den Katzenthieren ausgesprochen in die Erscheinung tritt.

Gelenke. Die frei bewegliche Verbindung der Knochen wird durch die Gelenke vermittelt. Die Form der Gelenkverbindung variirt mannigfach; durch sie ist im Allgemeinen schon die Richtung, in welcher Bewegungen erfolgen können, bestimmt. An den einander zugekehrten Gelenkflächen sind die Knochen zur Verminderung der Reibungswiderstände mit einem glatten Ueberzug von hyalinem Knorpel, dem Gelenkknorpel versehen. Im Allgemeinen sind die Gelenkflächen vollständig auf einander gepasst, congruent, sodass eine genaue Berührung beider ermöglicht ist, die zudem noch durch zu erwähnende Haftmechanismen (S. 361) gesichert wird. So verschieden auch die Form der einzelnen Gelenkflächen ist, so lassen sie sich doch in fünf Typen bringen, zwischen denen sich noch hie und da Modificationen, Uebergangsformen finden: Kugelgelenk, Sattelgelenk, Charniergelenk, Dreh- oder Radgelenk, straffes Gelenk.

Unter Kugelgelenken oder Arthrodien versteht man Gelenke, welche um 3 gegen einander senkrechte Axen eine Bewegung gestatten. Sie kommen dadurch zu Stande, dass das Segment einer Vollkugel, der sog. Gelenkkopf, dem Segment einer Hohlkugel aufruht und von diesem mehr oder weniger umschlossen wird. Denkt man sich vom Mittelpunkte der Kugel eine Gerade gezogen, welche die Axe des zu bewegenden Knochens darstellt, so kann diese Axe nicht nur den Mantel eines Hohlkegels beschreiben, sondern auch sich um sich selbst drehen „Rotation“. Die Gestalt und Grösse der Basis dieses Hohlkegels hängt einmal von der Grösse der umschlossenen Gelenkfläche ab derart, dass sie um so grösser ist, je flacher und kleiner das Hohlkugelsegment im Verhältniss zum Kopf ist, sodann von den etwaigen

Hemmungsvorrichtungen des Gelenks. Solch' eine Arthrodie bildet das Gelenk zwischen Schulterblatt und Oberarm. Vertieft sich die ausgehöhlte Gelenkfläche zur Pfanne, wie in dem Gelenk zwischen Becken und Oberschenkel, so spricht man von einem Nussgelenk. Aehnlich verhält es sich mit dem sog. Eigelenk: das Kahn-, Mond- und Dreieckbein der Handwurzel bilden einen knöchernen, gegliederten Meniscus, der mit der concaven schwach hohlkegelförmigen, unteren Gelenkfläche des Radius nahezu eine Arthrodie bildet; daher die Hand als Ganzes dorsal und volar flectirt, ad- und abducirt und rotirt werden kann.

Während bei der Arthrodie die Flächen genau auf einander passen, ist bei Abarten, deren Flächen nicht kugelförmig, sondern ellipsoid sind, eine genaue Uebereinstimmung der Gelenkflächen nicht vorhanden, daher resultirt eine ungleichmässige Beweglichkeit, die grösser ist um die kürzere als um die lange Axe des Ellipsoids. Ein ähnlich unvollkommener Mechanismus ist die von Fick als „Sattelgelenk" bezeichnete Gelenkverbindung zwischen Os multangulum majus der Handwurzel und dem Os metacarpi primum beim Menschen; das hintere Ende des letzteren ist vom Radial- zum Ulnarrand convex, von der Rücken- zur Hohlhandfläche concav gekrümmt, das entsprechende Gelenkende des Os multangulum majus hat die entgegengesetzten Krümmungen, somit kann Bewegung um zwei Axen stattfinden: Beugung bezw. Streckung und Seitwärtsbewegung (Ab- und Adduction des Daumens), nach René du Bois-Reymond auch beschränkte Rotation.

Ein Charnier- oder Winkelgelenk (Ginglymus) unterscheidet sich von der Arthrodie dadurch, dass es nur in einer einzigen Ebene Bewegung gestattet. Es findet sich hier ein Vollcylinder (Walze) und ein mehr weniger grosses Segment eines Hohlcylinders, das auf den Vollcylinder passt und mit ihm eine gemeinschaftliche Drehungsaxe hat. Solcher Gestalt sind die Gelenke zwischen der Ulna und der Trochlea des Oberarms (resp. zwischen Armbein und Vorderarm), ferner die Gelenke zwischen den Phalangen und das Kiefergelenk der Raubthiere. Von dem einfachen Charniergelenk weicht das Sprunggelenk, das Gelenk zwischen Unterschenkel und Talus wesentlich ab, insofern es einer Schraube gleicht, „Schraubengelenk".

Der Talus bildet den Abschnitt einer Schraube, die Gelenkfläche der Tibia den entsprechenden Abschnitt der Schraubenmutter, sodass der Talus sich gewissermaassen in der Tibia aufschraubt. Wie die Bewegung einer gewöhnlichen Schraube in der Schraubenmutter lehrt, ist der Vorgang hierbei der, dass die Schraubenfläche sich um eine mit ihr fest verbundene gerade Linie oder Axe dreht und sich gleichzeitig längs derselben verschiebt.

Das Kniegelenk hat eine von den typischen Charniergelenken abweichende Form, es bildet ein „Spiralgelenk". Die von vorn nach hinten gewölbten Condylen des Oberschenkels zeigen auf Sagittalschnitten die Form einer Spirale. Eine Spirale ist eine krumme Linie, welche, indem sie sich um einen gegebenen Punkt, den Pol, herumbewegt, sich immer weiter von ihm entfernt.

Gerade vom Pol des äusseren Condylus vom Oberschenkel zieht zum Wadenköpfchen das äussere strangförmige Seitenband, an der inneren Seite des inneren Condylus das innere Seitenband, das breiter ist als das äussere; zwischen die Gelenkflächen beider Condylen sind die beiden sichelförmigen Zwischengelenkknorpel eingeschaltet. Wird das Bein gestreckt, so wird das äussere Seitenband angespannt, indem immer grössere Abschnitte der Condylen des Oberschenkels, sog. Radiivectoren (entsprechend der zunehmenden Länge der Entfernung vom Pol, dem oberen Anheftungspunkte des Bandes bis zum Rande des Condylus) zwischen den oberen und unteren Ansatzpunkt des Bandes hineingepresst werden. Da das innere Seitenband noch breiter als das äussere ist, wird es bei der Streckung noch stärker gespannt als das äussere. Infolge dieser Spannung der Seitenbänder ist bei gestrecktem Knie eine Drehung im Kniegelenk unmöglich. Bei der Beugung lockern sich diese Bänder, sodass der Oberschenkel auf dem Unterschenkel schlottert. Dann kann auch Pronation und Supination des Unterschenkels stattfinden; Pronation ist diejenige Bewegung, durch welche die Fussspitze medianwärts gerichtet wird. Diese Drehung, welche nur bei gebeugtem Knie ausführbar ist, geschieht in der Weise, dass der äussere Condylus der Tibia um den innern einen Winkel von im Mittel 26° (R. du Bois-Reymond) beschreibt; die Kreuzbänder bewirken, dass auch bei dieser Rotation der Tibia die Condylen des Oberschenkels auf denen der Tibia gleiten und letztere nie verlassen. Das vordere Kreuzband verhindert ferner die Hyperflexion, das hintere die Hyperextension. Um den Unterschenkel zu beugen, wirken die Mm. semitendinosus, semimembranosus und biceps zusammen. Ist dies geschehen, so wird der Biceps Antagonist der erstgenannten, indem er supinirt, während jene proniren. Die Zwischengelenkknorpel vertheilen das Gewicht des Rumpfes und der Oberschenkel auf grössere Flächen, nach Ed. Weber ähnlich dem Kranz, den man auf den Kopf legt, wenn man auf letzterem Lasten tragen will, ausserdem bewirken sie, dass die Condylen des Femur sich auf denselben abwickeln, wie ein Wagenrad; endlich wird noch die seitliche Rollung durch sie gefördert. Braune und O. Fischer haben auch nachgewiesen, dass die Knorpelüberzüge durch den Druck, mit dem die Knochen an einander gepresst werden, eine starke Abplattung erleiden.

Das Kiefergelenk der Omnivoren, bei denen der Unterkiefer ausser von unten nach oben auch noch seitlich von rechts nach links und umgekehrt, endlich vor- und rückwärts gegen den Oberkiefer bewegt werden kann, besteht aus einem eiförmig gestalteten Gelenkkopf, der in eine entsprechende Aushöhlung des Schläfenbeins passt. Aehnlich verhält es sich mit dem Kiefergelenk der Herbivoren, nur dass bei diesen die lange Axe des Gelenkkopfes sagittal, bei den Omnivoren dagegen quer steht. Der Binnenraum der Gelenkkapsel wird durch einen in der Mitte dünneren, gegen den Rand dickeren Zwischenknorpel in zwei Hälften getheilt, sodass die Gelenkenden einander nicht direct berühren. Wird der Unterkiefer vorwärts bewegt, so rückt der Gelenkkopf mit dem Zwischenknorpel aus der Gelenkhöhle auf das Tuberculum articulare des Schläfenbeins vor und gleitet dann wieder in die Gelenkhöhle zurück. Beim Oeffnen und Schliessen, sowie bei seitlichen Bewegungen des Unterkiefers bleibt, wofern dieselben nicht übermässig sind, der Gelenkkopf in der Gelenkhöhle.

Das Drehgelenk, Trochoides findet sich in Form des „Zapfengelenks" nur zwischen Atlas und Epistropheus; um den Zahnfortsatz des letzteren und zwar um dessen Längsaxe kann sich der Atlas bis fast um 90° herumdrehen. Eine zweite Form des Drehgelenks bildet das Radio-Ulnargelenk, mittels dessen Pronation und Supination ausführbar ist. Nur den höher stehenden Thieren (Mensch, Affe, hunde- und katzenartige Raubthiere) kommt Pro- und Supination zu, Pferd und Rind aber z. B. nicht. Im Allgemeinen sind die Thiere, welche ein Schlüsselbein haben, mit dem Vermögen der Pro- und Supination begabt. Auch bei vollkommen festgestelltem Oberarm kann, wie man sich leicht überzeugt, die Hand um fast 180° gedreht werden, sodass die vorher nach oben schauende Hohlhand nach unten gewendet wird, und diese Drehung der Hand ist bei jeder Stellung des Ellbogens (bei ganz gebeugtem wie ganz gestrecktem) ausführbar. Das Radiusköpfchen dreht sich innerhalb des Lig. annulare, das seinen Hals ringförmig umfasst. Denkt man sich vom Mittelpunkte des Radiusköpfchens eine Gerade nach dem unteren Ende der Ulna gezogen, so beschreibt der Radius um jene Gerade als Axe ein Stück eines Kegelmantels. Da hierbei das Radiusköpfchen sich innerhalb des Ringbandes an der kleinen halbmondförmigen Vertiefung (Circumferentia articularis) der Ulna, stets symmetrisch zur Axe des Kegels, dreht und da dieses Stück rund ist, so bleibt das Gelenk zwischen Oberarm und Ulna unverrückt, gleichviel welches die Stellung des Radius ist.

Bei dem straffen Gelenk oder der Amphiarthrose sind die Gelenkflächen fast eben oder nur so schwach concav resp. convex, dass die mit einander durch straffe Bänder verbundenen Knochen sich nur wenig parallel den Gelenkflächen verschieben können. Solche Gelenke finden sich zwischen den kleinen Knochen der Handwurzel resp. Vorderfusswurzel, sowie zwischen Tarsus und Metatarsus.

Gelenkkapsel und Bänder. In der Ruhestellung des Gelenks berühren sich die Gelenkflächen stets, und ebenso schleifen bei jeder Bewegung die Gelenkflächen genau auf einander und verlassen einander niemals. Diese stete und möglichst innige Berührung der einander zugekehrten Gelenkflächen wird durch gewisse Haftmechanismen erreicht, in erster Linie durch Bandapparate, und zwar findet man stets ein Kapselband und meist auch fibröse Bänder. Das Kapselband befestigt sich rings über den Rändern der Gelenkflächen und bildet mit den Gelenkenden ein abgeschlossenes Ganze. Die fibrösen Bänder, welche an den meisten Gelenken vorkommen, dienen entweder zur Verstärkung der Gelenkkapsel, also zur Aneinanderpressung der Gelenkflächen und heissen dann „Hilfsbänder", oder sie dienen zur Beschränkung der Bewegungen in gewisser Richtung oder Extensität und heissen dann „Hemmungsbänder". So verhindern z. B. die Seitenbänder am Ellbogengelenk das seitliche Ausweichen der Knochen, das Lig. ileo-

femorale die übermässige Streckung und Rotation des Oberschenkels nach aussen. Ausser den Bändern wirken auch über das Gelenk hinziehende Muskeln und Fascien, insbesondere aber Vorsprünge an dem einen Knochen, welche in Vertiefungen des mit ihm verbundenen anderen Knochens passen, sog. Anschläge als Hemmungsvorrichtungen; so gibt im Ellbogengelenk der Proc. coronoides ein Hemmniss für die Hyperflexion, das Olecranon für die Hyperextension ab; das Acromion und der Proc. coracoides des Schulterblattes setzen den Bewegungen des Oberarms ein Maass. Die Hemmungen wirken um so stärker, je weiter vom Drehpunkt ihre Kraftwirkung angreift; daher spielen in der Norm die Muskelhemmungen die grösste Rolle.

Gelenkschmiere. Zwischen der Gelenkkapsel und den einander berührenden Gelenkflächen findet sich kein Hohlraum, sondern, indem das Kapselband allseitig eng anliegt, nur eine capillare Flüssigkeitsschicht, die Synovia oder Gelenkschmiere. Bei einem gesunden Pferde konnte Colin unmittelbar nach dessen Tödtung aus den grossen Gelenken nur je 6—8 Grm. Synovia sammeln. Die Synovia erhält vermöge ihrer schleimigen Beschaffenheit die Gelenktheile glatt und schlüpfrig, sodass die Bewegungen in den Gelenken sich mit möglichst geringer Reibung vollziehen können.

Die Synovia ist das Product der inneren sammetartigen Schicht der Gelenkkapsel, der sog. Synovialhaut, einer serösen, mit kleinen dichtgedrängten Zotten besetzten und mit Plattenepithel überzogenen Membran. Die Synovia ist eine meist klare, leicht gelblich gefärbte Füssigkeit von schleimiger fadenziehender Consistenz und alkalischer Reaction; im Allgemeinen den serösen Flüssigkeiten (S. 197) ähnlich, ist sie durch die Anwesenheit von Mucin (oder einem schleimartigen Nucleoalbumin [S. 13]) ausgezeichnet, das wohl ein Umwandlungsproduct der sich abreibenden Epithelien der Synovialhaut vorstellt, von denen auch bald grössere, bald kleinere Zellfetzen oder freie Kerne in der Synovia schwimmen.

Ihre Zusammensetzung und Menge ist nach v. Frerichs verschieden, je nachdem das Gelenk in Ruhe verharrt oder bewegt wird. Stallthiere und Neugeborene haben stets eine reichlichere Menge Synovia, die farblos, verhältnissmässig dünn und arm an Mucin (0,3 pCt.) ist. Bei starker Bewegung wird die Menge der Synovia geringer, dafür ist sie dicklicher, klebriger, reicher an Mucin (0,6 pCt.). Der Wassergehalt beträgt 97 resp. 95 pCt., der Eiweissgehalt 2 resp. 3,5 pCt., der Salzgehalt 1 pCt. (Chloride, Phosphate).

Wirkung des Luftdruckes auf die Gelenke. Da der minimale Binnenraum des Gelenks luftfrei ist und nur von der Gelenkschmiere ausgefüllt wird, so können wegen des von aussen wirkenden Luftdruckes die Gelenkenden sich nicht weiter von einander entfernen, als ihr flüssiger Inhalt es gestattet. Die Bedeutung des Luftdruckes für die Aneinanderpressung der Gelenkflächen haben zuerst die Gebr. Weber für das Hüftgelenk des Menschen

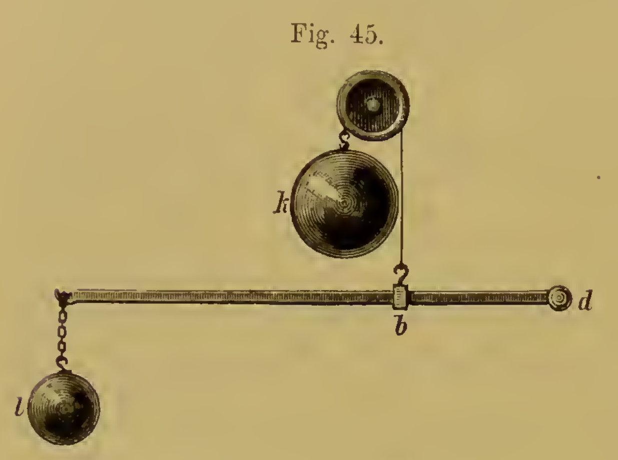
betont. Man kann sämmtliche Muskeln und Bänder um das Hüftgelenk herum zerschneiden, ohne dass der Schenkelkopf aus der Pfanne herausfällt. Wird der elastische Knorpelring, der Limbus cartilagineus, der als Fortsetzung des Pfannenrandes den Schenkelkopf ventilartig dicht umschliesst, also die Pfanne gleichsam vertieft, gelüftet, sodass zwischen Pfannenrand und Schenkelkopf Luft eindringt, so fällt das Bein zuweilen heraus, unfehlbar, wenn man vom Becken aus die dünnste Stelle der Pfanne anbohrt, sodass Luft in das Gelenk eindringt. Stellt man diese Versuche unter der Luftpumpe an, so sieht man beim Evacuiren das Bein herausfallen, selbst wenn die Bänder vollkommen intact sind. Zu dem Luftdruck kommt nach Rose noch die Kraft der Adhäsion: zwei vollkommen auf einander gepasste Flächen haften, zumal wenn sich eine capillare Schicht colloider Flüssigkeit zwischen ihnen befindet, sehr stark an einander. Das Gleiche trifft für die auf einander gepassten, nur durch eine dünne Schicht klebriger Synovia von einander getrennten Gelenkflächen zu. Vermöge des Luftdruckes wird nicht nur die Gelenkkapsel, sondern auch die über diese hinziehenden Weichtheile (Bänder, Muskel, Sehnen) gegen die Gelenkenden gedrängt, sodass, in der Norm wenigstens, eine eigentliche Gelenkhöhle nicht existirt. Dass endlich vermöge der elastischen Zugkräfte der Skeletmuskeln, welche in einem über ihre natürliche Länge ausgedehnten Zustande an den Knochen befestigt sind, die Gelenkenden mit einer gewissen Kraft gegen einander gepresst werden, was offenbar zur Festigkeit der Gelenkverbindungen beiträgt, ist schon erwähnt worden (S. 325).

Wirkung der Sehnen. Die meisten Muskeln setzen sich nicht direct an den Knochen an, sondern mittels Sehnen oder Aponeurosen. Die Sehnen, deren Fasern mit den geschlossenen Sarcolemmschläuchen durch eine Kittsubstanz ausserordentlich fest verbunden sind (S. 322), verschmälern sich meist mehr und mehr und setzen sich mit abgerundetem oder spitzem Ende an die Knochen an, oder sie strahlen flächenhaft aus; in letzterem Falle spricht man von Aponeurosen. Die Sehnen können mit den Zugsträngen der Anschirrung verglichen werden; selbst wenig dehnbar und innerhalb der sie umgebenden Scheiden (vaginae tendinum) Dank der von der Innenschicht der letzteren gebildeten dicklichen, Synovia-ähnlichen Flüssigkeit leicht beweglich, vermitteln sie die Uebertragung des Muskelzugs auf weit von dem Muskel entfernte Knochen. Befestigt sich ein breiter Muskel mittels einer dünnen Sehne an den Knochen, so wird die sehr beträchtliche Zugkraft des Muskels gewissermassen auf einen Punkt des Knochens, den Anheftungspunkt der Sehne concentrirt. Anderseits wird durch die Aponeurosen bewirkt, dass die Kraft des Muskels gleichsam über eine grössere Fläche vertheilt wird.

Hebelwirkung der Muskeln. Die Knochen stellen in Bezug auf die an ihnen inserirenden Muskeln Hebel (Fig. 45) dar,

deren Unterstützungs- oder Drehpunkt d in dem Gelenk gelegen ist, in welchem die Bewegung erfolgt. Kraft k und Last l haben ihren Angriffspunkt meist (Ausnahmen s. S. 366) auf derselben Seite vom Unterstützungspunkt d. Der Angriffspunkt der Kraft ist der Insertionspunkt des betreffenden Muskels. Die Last ist durch die Schwere des zu bewegenden Gliedes und, wenn dieses noch eine äussere Last trägt, auch durch die Schwere dieser gegeben; der Angriffspunkt der Last liegt im Schwerpunkt des Gliedes (S. 368) bezw. im gemeinsamen Schwerpunkt des Gliedes und der äusseren Last; je grösser letztere, desto mehr rückt der gemeinsame Schwerpunkt von der Mitte des Gliedes nach dem anderen Ende hin. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle stellen die Knochen einarmige Hebel vor und zwar sog. Wurfhebel, bei denen der Angriffspunkt b der Kraft k zwischen Drehpunkt d und Angriffspunkt der Last l liegt und zwar jenem erheblich näher als diesem.

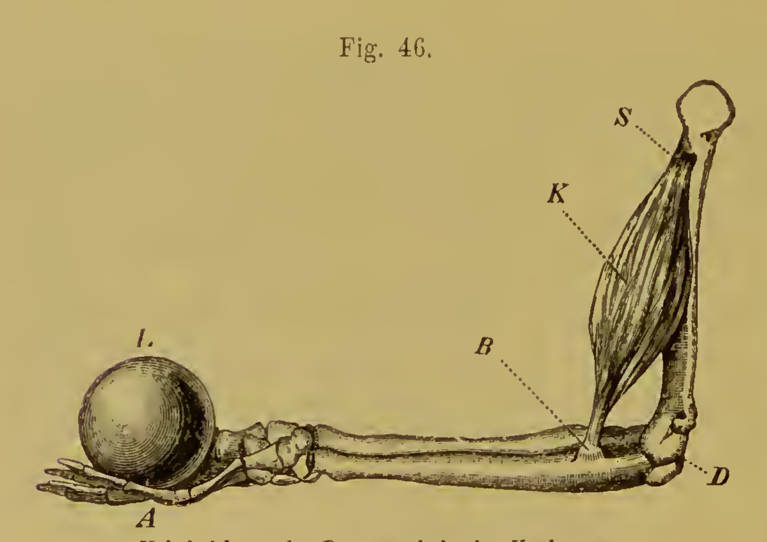
Fig. 45.



Einarmiger Wurfhebel.

Bekanntlich ist ein Hebel im Gleichgewicht, wenn die statischen Momente d. h. die Producte aus Kraft mal ihrer Entfernung vom Drehpunkte d. i. der Länge ihrer Hebelarme einander gleich sind. Nun wirkt die Kraft des Muskels auf einen dem Hypomochlion nahen Punkt, die Last auf einen vom Hypomochlion weit entfernten Punkt; es ist also der Hebelarm der Last um ein Vielfaches länger als der der Kraft, folglich muss auch, soll Gleichgewicht bestehen, die Kraft um dasselbe Vielfache grösser sein als die Last. So liegt z. B. (Fig. 46) der Drehpunkt des gegen den Oberarm zu beugenden Vorder-

Fig. 46.



Hebelwirkung der Beugemuskeln des Vorderarms.

arms im Ellbogengelenk D. Dicht dahinter bei B greifen die Beuger K des Vorderarms (M. biceps, brachialis int.) an, während die Last durch den Vorderarm und die Hand gebildet wird; der Hebelarm der Last (Vorderarm, Hand A und Gewicht L) ist hier etwa 5mal so lang als der der Kraft. Soll daher der Last das Gleichgewicht gehalten werden, so müssen die Beugemuskeln eine Kraft entfalten, welche 5mal so gross ist als die Last.

Daraus folgt, dass die Muskeln in der Regel mit grossem Kraftaufwande arbeiten. Allein dadurch, dass die Muskeln unfern des Drehpunktes angeheftet sind, also an einem sehr kurzen Hebelarme angreifen, ist erreicht, dass, wenn bei der Zusammenziehung des Muskels ihr Insertionspunkt am Knochen sich eben in Bewegung setzt, nur einen ganz kleinen Weg macht, das andere Knochenende, der lange Hebelarm, bereits eine beträchtliche Weggrösse zurücklegt; es verhalten sich die von der Kraft und der Last beschriebenen Weggrössen gerade so wie ihre Hebellängen. Die am kürzeren Hebelarme wirkende Kraft des Muskels wird also, wenn sie den Hebel in Bewegung setzt, der am langen Hebelarme angreifenden Last eine im Verhältniss zu ihrer eigenen Bewegung grosse Geschwindigkeit ertheilen. Man nennt deshalb diese Hebel auch Geschwindigkeitshebel. So genügt eine geringe Verkürzung der Beuger des Vorderarms, um den Vorderarm und die mit ihm verbundene Hand in grosse Geschwindigkeit zu versetzen, und von dieser Geschwindigkeit macht man bei der Wurfbewegung Gebrauch, woher auch die Bezeichnung solcher Hebel als „Wurfhebel“ entlehnt ist. Die Geschwindigkeit, welche die Hand beim Steinwurf erlangen kann, ist 22 Mtr. in der Secunde.

Wie bekannt, kommt beim Hebel die Kraft nur dann zu ihrer vollen Wirkung, wenn sie rechtwinklig zur Richtung des Hebels angreift. Diese der Wirkung günstigste Anheftung der Muskeln unter einem rechten oder nahezu rechten Winkel findet sich nur verwirklicht in den Kaumuskeln, in den Beugern des Kopfes (Mm. recti capitis), in den Wadenmuskeln, welche an der Achillessehne inseriren, endlich im M. adductor pollicis (portio transversa), bei den Vierfüsslern auch im grossen Lendenmuskel (M. psoas major). Jede schief angreifende Kraft lässt sich nach dem Parallelogramm der Kräfte zerlegen in einen der Richtung des zu bewegenden Knochens parallelen Antheil und einen darauf senkrechten, welch' letzterer für die Bewegung allein in Betracht kommt. Je spitzwinkliger die Richtung der Kraft ist, desto kleiner wird der die Bewegung bedingende Kraftantheil werden. Unter spitzem Winkel, also unter äusserst ungünstigen Bedingungen greift ein grosser Theil der Muskeln an, welche dem Knochen fast parallel laufen; hierin ist ein zweites wesentliches Moment für die ungünstige Verwendung der Muskelkräfte im Thierkörper gegeben. Indessen kommt dieser durch die spitzwinklige Insertion der Muskeln bedingte Kraftverlust in seiner vollen Grösse nur in Betracht für den Beginn der Bewegung. Die Beugemuskeln setzen sich aller-

dings unter ganz spitzem Winkel an den Vorderarm an, aber in dem Maasse, als der Vorderarm gebeugt, dem Oberarm genähert wird, wird der Winkel, den die Muskeln mit dem Vorderarm bilden, immer grösser und dem entsprechend der Verlust an Muskelkraft immer kleiner. Somit ist die Wirkung der Beugemuskeln auf den halbgebeugten Vorderarm stärker als im Beginn der Beugung. Dieselbe Betrachtung trifft auf die Muskeln zu, die sich schräg zur Bewegungsebene eines Charniergelenks ansetzen.

Bedeutung der Sesambeine und der Kniescheibe. Häufig setzen sich die Muskeln nicht direct an den Knochen an, sondern an Hervorragungen oder Höcker (Tuberositäten) des Knochens, nicht selten ziehen die Sehnen über verdickte Knochenenden hinweg (z. B. die Bicepssehne im Sulcus bicipitalis), ehe sie sich an den Knochen ansetzen. Dadurch ist erreicht, dass anstatt der sonst spitzwinkligen Insertion nun eine solche von weniger spitzem Winkel und damit ein geringerer Verlust an Muskelkraft gegeben ist. Die spitzwinklige Richtung des Muskelzuges kann ferner dadurch vermindert werden, dass ein Muskel über eine Rolle geht, wie der M. digastricus maxill. inf. und der M. obliquus sup. des Auges, oder dass in den Verlauf seiner Sehne ein Sesambein eingeschaltet ist, das nach Art einer festen Rolle, einer sog. Richtungsrolle wirkend die Sehne an den Knochen unter schiefem Winkel inseriren macht. Manche dieser Sesambeine wie das Olecranon und der Calcaneus verwachsen späterhin mit dem Knochen und wirken dann für die Richtung der daran inserirenden Muskel wie starke Knochenhöcker. Ebenso dient das mit der Sehne des M. quadriceps femoris verwachsene Sesambein, die Kniescheibe, wie Ed. Weber gezeigt hat, als Richtungsrolle. Ohne die Kniescheibe würde der M. quadriceps fast parallel zum Unterschenkel verlaufen und somit kaum eine andere Wirkung haben, als den Unterschenkel an den Oberschenkel anzudrücken. Dadurch, dass der Muskel über die Kniescheibe hinweggeht und mit ihr verwächst, tritt er schiefwinklig an die Tibia heran, und somit kommt der auf letztere senkrechte Antheil seiner Zugwirkung für die Hervorrufung der drehenden Bewegung zur Geltung.

Im Thierkörper kommen auch zweiarmige Hebel vor. Die Streckmuskeln (M. triceps) des Vorderarms greifen an einem zweiarmigen Hebel an, dessen Drehpunkt im Ellbogengelenk liegt; das Olecranon ist der kurze Hebelarm der Kraft, der übrige Theil der Ulna der lange Hebelarm der Last. Also arbeiten auch diese Streckmuskeln mit beträchtlichem Kraftaufwande. Das Gleiche ist der Fall bei den Plantarflexoren: M. gastrocnemius und soleus, welche sich an den Fersenhöcker ansetzen. Der Drehpunkt des Fusses liegt in der Axe des Sprunggelenks; die Streckmuskeln greifen an dem dem Gelenk nahen Fersenhöcker, also an dem kurzen Hebelarm an, während der jenseits des Gelenks befindliche übrige Theil des Fusses der, mindestens 3mal so lange Hebelarm ist, den die Last des Körpers herunterzudrücken strebt.

Würden die Muskeln sich in der für die Kraftersparniss günstigsten Weise am Skelet ansetzen, also rechtwinklig oder nahezu

rechtwinklig, so würden die Glieder massig oder unförmlich werden. Die Schnelligkeit der Bewegungen und der schlanke Bau der Gliedmaassen ist der für die Anordnung der Muskeln bestimmende Factor und nicht das Streben nach möglichster Kraftersparniss.

Befestigung der Muskeln am Skelet. Wie schon erwähnt (S. 325), sind die Muskeln nicht in ihrer natürlichen Länge, sondern in einem etwas gedehnten Zustande am Skelet befestigt und üben daher gleich gespannten Saiten einen elastischen Zug auf die Knochen, an die sie sich anheften. Durch diese Straffheit der Muskeln ist eine Kraftersparniss erreicht, insofern bei der Zusammenziehung sonst ein Theil der Kraft dazu aufgewendet werden müsste, um die schlaffen Muskeln so weit zu spannen, dass der Zug des sich verkürzenden Muskels direct auf den Knochen übertragen werden kann. Es ist dadurch aber noch ein anderer Vortheil erreicht. Contrahirt man z. B. die Beuger eines Gliedes, so werden in dem Maasse, als die Beugung des Gliedes zunimmt, die schon in der Ruhelage des Gliedes etwas gedehnten Streckmuskeln noch stärker gedehnt und gespannt; es wird so eine beträchtliche elastische Kraft hier aufgespeichert, die, sobald die Contraction der Beugemuskeln nachlässt, die erschlafften Beugemuskeln auf's schnellste zu ihrer früheren Länge und zugleich das Glied in die Ruhestellung zurückführt. Dadurch, dass die Streckmuskeln ihrer Masse nach vor den Beugern bevorzugt sind, ist erreicht, dass durch die elastische Spannung der ein wenig gedehnten Strecker die Glieder auch ohne (wesentliche) Aufwendung von Muskelkraft in einem gestreckten Zustand erhalten werden können, ein Moment, das für die Mechanik des Stehens von Bedeutung ist.

Auch die Muskeln, die nicht zwischen Knochen ausgespannt sind, deren Sehnen sich vielmehr an Weichgebilde ansetzen, wie die Muskeln des Gesichts, üben auf einander eine mässige elastische Spannung, vermöge deren die Weichtheile in einer bestimmten Gleichgewichtslage erhalten werden, wie dies z. B. bei der Mundspalte der Fall ist, welche infolge der gleichmässigen elastischen Spannung des rechten und linken Mundwinkelhebers (M. levator anguli oris) symmetrisch, gerade steht. Ist der Muskel der einen Seite gelähmt, so stellt sich die Mundspalte infolge des Zuges seitens des anderen functionsfähigen Muskels schief, sodass auf Seite des letzteren der Mundwinkel höher steht.

Hub und Kraft des Muskels. Da der Hub des Muskels von seiner Länge, die Kraft aber von der Anzahl seiner Fasern, also von dem Querschnitte des Muskels (senkrecht auf die Faserrichtung gemessen) abhängig ist (S. 336), wird ein langer und dünner Muskel wie der Sartorius bei kleiner Kraft eines grossen Hubes fähig sein, der für die oberflächliche Betrachtung ungefähr gleich lange und dicke, aber aus zahlreicheren und kürzeren Fasern zusammengesetzte Peroneus longus bei kleinem Hube eine grosse Kraft entwickeln können. Für die Kraftentwicklung eines Muskels,

worauf es bei den Bewegungen in erster Linie ankommt, ist die Grösse des Muskelquerschnittes das bestimmende Moment.

So lange es sich um Bewegungen in einer Ebene, wie bei den durch ein Charniergelenk verbundenen Knochen handelt, ist die Wirkungsweise der Muskeln einfach verständlich. Bei einer Arthrodie z. B. im Hüftgelenk, wo Bewegungen um drei Axen stattfinden, einmal um die frontale (Beugung und Streckung), dann um die sagittale (Ab- und Adduction), endlich um die verticale (Rotation nach innen und aussen) ist die Bestimmung, welche Muskeln bei den einzelnen Bewegungen in's Spiel kommen, schon eine viel schwierigere. Nicht selten ist die Anordnung der Muskeln derartig, dass sie gleichzeitig rotiren und beugen oder rotiren und abduciren. In der Regel sind für eine jede Bewegung mehrere Muskeln vorhanden, und zwar findet sich meist eine Verdoppelung der Muskelgruppen; so für die Aufwärtsbewegung des Unterkiefers der Masseter und der Temporalis, für die Beugung des Vorderarms der Biceps und der Brachialis internus, für die Plantarflexion der Gastrocnemius und der Soleus u. s. w. Umgekehrt können auch verschiedene Theile eines und desselben Muskels verschiedene, ja entgegengesetzte Functionen haben; die Muskeln bilden eben nur anatomische, nicht physiologische Einheiten. Dies ist unzweifelhaft z. B. beim Cucullaris, Glutaeus, Deltoides u. a. m. Gewöhnlich überspringt ein Muskel nur ein Gelenk wie der Brachialis und Soleus, daneben findet sich zuweilen zu seiner Unterstützung je ein Muskel, welcher zwei Gelenke überspringt, wie der Biceps brachii und der Gastrocnemius. Nach O. Fischer wirken schon die „eingelenkigen" Muskeln oft sehr merklich auf beide Knochen, die sie verbinden. Die Wirkung der „mehrgelenkigen" Muskeln ist je nach der Stellung der Gelenke verschieden und stellt ausserordentlich complicirte Probleme dar. Man nennt Muskeln, deren Wirkung einander entgegengesetzt ist, Antagonisten und solche, welche die gleiche Wirkung ausüben, Synergeten. Doch kommt es vor, dass Muskeln, die für gewöhnlich Antagonisten sind, wie das Zwerchfell und die Bauchmuskeln, bei einer bestimmten Form der Bewegung mit einander zusammenwirken, wie die genannten bei der Wirkung der Bauchpresse (S. 103). Analog verhält es sich bei den Beugern des Unterschenkels, welche Antagonisten werden, sobald der gebeugte Unterschenkel pronirt oder supinirt werden soll (S. 360).

Bewegungen, bei denen eine Anzahl Muskeln systematisch zur Erreichung eines bestimmten Zweckes zusammenwirken, nennt man coordinirte Bewegungen, und unter diesen stehen obenan diejenigen, durch welche die Thiere ihre Stellung im Raume ändern.

Die Ortsbewegungen.

Das Wesentliche der Ortsbewegungen besteht in der Bewegung des Schwerpunktes des betreffenden Körpers. Unter Schwerpunkt versteht man denjenigen Punkt, in welchem man sich das Gewicht sämmtlicher materieller Theilchen eines Körpers so vereinigt denken kann, dass bei Unterstützung dieses Punktes der Körper selbst unterstützt ist und ruht. Es ist dabei die Masse des Körpers so vertheilt, dass alle seine Theile ringsherum im

Gleichgewicht sind, daher der Schwerpunkt auch Mittelpunkt der Masse heisst. Der Schwerpunkt ist ausreichend unterstützt, so lange ein aus demselben gefälltes Loth, die Schwerlinie, innerhalb der Grundfläche trifft, mit welcher der Körper den Boden berührt, oder innerhalb der Fläche, welche durch Umschreibung der Unterstützungspunkte desselben erhalten wird und Unterstützungsfläche heisst. Und zwar steht ein Körper um so fester, je grösser seine Unterstützungsfläche ist und je näher dieser der Schwerpunkt liegt. Ist die Unterstützungsfläche so klein, dass der Schwerpunkt bei jeder Veränderung seiner Lage darüber hinaus geführt wird, so befindet sich der Körper im Zustande labilen oder unsicheren Gleichgewichtes.

Aehnlich verhält sich der Körper beim Stehen, indem sein Schwerpunkt durch geeignete Anspannung von Muskeln dauernd senkrecht über der Unterstützungsfläche erhalten wird, die durch die auf dem Boden aufstehenden Füsse umschrieben ist, das „Fussviereck".

Schwerpunkt und Stehen des Menschen. Nach den Untersuchungen von Ed. Weber liegt der Schwerpunkt des menschlichen Körpers im kleinen Becken dicht vor dem Promontorium des Kreuzbeins (2. Kreuzbeinwirbel). Beim aufrechten Stehen des Menschen werden die Füsse nach auswärts gestellt, die Kniee möglichst gestreckt „durchgedrückt", die Oberschenkel nach aussen rotirt, das Becken und der Rumpf etwas nach hinten geneigt, die Arme herunterhängen gelassen. Es wird also bei gestreckten Schenkeln der Körper ganz allein von den Fusssohlen oder besser von den, durch straffe Bänder fixirten beiden Fussgewölben getragen, da die Fusssohle nur mit drei Punkten: dem Fersenhöcker, dem Höcker des fünften und dem Köpfchen des ersten Metatarsalknochens den Boden berührt. Bei dieser Stellung berühren einander die Fersen, die Fussspitzen sind auswärts gestellt, sodass die Füsse einen Winkel von fast 50° bilden; hierdurch ist die Unterstützungsfläche des Körpers vergrössert, also die Erhaltung des Gleichgewichtes sicherer gemacht. Infolge der Auswärtsrotation der Oberschenkel und der durch die Schwere des Rumpfes bedingten Neigung des Beckens nach hinten ist die Tibia in eine solche Stellung gegen die Fibula gebracht, dass der hintere schmälere Theil der Talusrolle gegen die Hohlrolle des Unterschenkels geklemmt wird; dadurch ist das Fussgelenk festgestellt. Die einander parallel gestellten Axen der Tibia bekommen durch die Auswärtsstellung der Beine eine solche Lage, dass beide Hüftgelenke nicht gleichzeitig steif zu werden brauchen, sondern es, um den Schwerpunkt zu erhalten, genügt, sich in eine Hüfte zu legen. Dadurch, dass bei Streckung der Beine immer grössere Abschnitte der Condylen des Oberschenkels (Radiivectoren, S. 360) zwischen die oberen und unteren Ansatzpunkte der Ligg. lateralia genu hineingepresst werden, entsteht eine solche Reibung zwischen

den Condylen des Femur und der Tibia, dass die beiden Abtheilungen der unteren Extremität zu einem einzigen steifen Stück werden. Von den Hüftgelenken sind der Rumpf, der Kopf und die oberen Extremitäten zu tragen; da der gemeinsame Schwerpunkt dieser nach Weber vor dem 10. Brustwirbel liegt, also ein aus diesem gefälltes Loth hinter die Verbindungslinie beider Hüftgelenke auftrifft, würde der Oberkörper hintenüber fallen. Dies wird durch Hemmungsbänder (S. 362) verhindert, nämlich dadurch, dass bei nach aussen rotirten Oberschenkeln die Ligg. ileofemoralia (und damit auch das äussere Blatt der Fascia lata) stark gespannt werden. Das seitliche Ueberfallen des Rumpfes im Hüftgelenk verhindern zumeist die grossen Massen der Mm. glutaei. Dann wird auf dem mit dem Becken durch Synchondrosen verbundenen Kreuzbein Wirbel auf Wirbel aufgebaut, sodass ein Wirbel immer den darüber gelegenen trägt, und endlich auf dem Atlas der Kopf selbst balancirt. Nach Weber können selbst nach Durchschneidung sämmtlicher Muskeln und Bänder zwischen den Halswirbeln und dem Schädel die Condylen des Hinterhauptes noch auf den Gelenkflächen des Atlas balanciren. Es ist also eigentlich keine erhebliche Muskelaction nöthig, um den Körper des Menschen, vorausgesetzt, dass die Lage der Glieder zu einander keine Aenderung erfährt, aufrecht zu erhalten. Muskelaction ist nur erforderlich, um geringfügige Verschiebungen der Glieder gegen einander auszugleichen, die von Zeit zu Zeit erfolgen und vermöge deren wir, weil dadurch der gemeinsame Schwerpunkt verrückt wird, das Gleichgewicht verlieren und umfallen würden. Für diese Correctionen kommt uns die erstaunliche Feinheit unseres Muskelgefühls und Tastsinnes, insoweit die Empfindlichkeit der Fusssohlen hierbei mitspielt, sehr wesentlich zu Hilfe. Wollen wir noch fester stehen, so stellen wir die Beine weit auseinander, wir spreizen die Beine, wie dies die Seeleute und Fechter thun, und vergrössern dadurch die Unterstützungsfläche.

Die Weber'sche Stellung wird von neueren Autoren als „Haltung der Muskelschwachen und Greise“ bezeichnet. Eine genaue Bestimmung der „natürlichen Haltung“ hat O. Fischer ausgeführt. Er findet, dass ein Mensch fast genau in der Lage stehen kann, in der sich ein Cadaver, auf ein Brett gelegt und gefroren, befindet. Bei dieser „Normalstellung“ liegen alle betheiligten Punkte in einer Frontalebene, das Knie- und Hüftgelenk, der Körperschwerpunkt, das Schultergelenk, der Schwerpunkt des Kopfes, sie alle stehen genau senkrecht über dem Fussgelenk. Dagegen ist bei der natürlichen Haltung der Schwerpunkt um 4 Ctm. nach vorn verlegt, sodass ein daraus gefälltes Loth näher an die Mitte des Fussvierecks trifft; er steht etwa 7 Mm. über und 8 Mm. hinter der Hüftgelenksaxe. Die Kniee sind nicht durchgedrückt, sondern ihr Drehpunkt liegt 1 Ctm. vor der Verbindungslinie von Hüft- und Fussgelenk. Der Schwerpunkt des Kopfes liegt vor der Queraxe des Atlantooccipitalgelenks.

Aufrechtes Stehen ist auch auf nur einem Beine möglich, in den einzelnen Zeitmomenten des Ganges ruht der Körper, wie wir sehen werden, (S. 374), nur auf einem Fusse. Zu diesem Zweck muss durch seitliche Beugung der Wirbelsäule oder durch Hebung der gegenüberliegenden Beckenhälfte und dadurch hergestellte Neigung des Rumpfes der gemeinsame Schwerpunkt des Körpers so weit auf die unterstützte Seite verlegt werden, dass die Schwerlinie in die Unterstützungsfläche des aufstehenden Fusses fällt.

Ed. Weber (1836) bestimmte nach einer zuerst vom Mathematiker Borrelli (1680) angegebenen Methode die Lage des Schwerpunktes in folgender Weise: Ein langes Brett wurde horizontal auf die Kante eines verticalen Brettes so aufgelegt, dass es darauf balancirte, und ruhte mit dem einen Ende auf einem dreikantigen Balken auf. Auf dieses Brett legte sich mit dem Rücken der Länge nach eine lebende Person und schob sich, die Füsse voraus, gewissermaassen wurmförmig das Brett entlang fort, bis das nicht unterstützte Brettende eben zu kippen begann. Nunmehr ist der Schwerpunkt des ganzen Körpers ein klein wenig über die Drehungsaxe des Brettes hinausgerückt. Der Abstand der Ferse von der Drehungsaxe wird nun gemessen und alsdann der Versuch in umgekehrter Richtung wiederholt, wobei die Person sich mit dem Kopf voraus das Brett entlang fortschiebt, sodass man auf diese Weise den Abstand des Scheitels von der Drehungsaxe bestimmt. So ergibt sich die verticale Schwerpunktebene bei liegendem Körper. Nimmt man noch hinzu, dass wegen der bilateral-symmetrischen Anordnung des Körpers der Schwerpunkt in der Medianebene liegen muss, so muss in der Linie, in welcher sich die verticale und mediane Schwerpunktebene schneiden, der Schwerpunkt gelegen sein.

Je grösser die Empfindlichkeit der Fusssohlen ist, desto sicherer steht man. Vierordt brachte auf dem Scheitel eines Menschen eine nach oben gerichtete feine Schreibfeder an, über deren freies Ende eine berusste Papierfläche horizontal ausgespannt war. Die beim Stehen erfolgenden Schwankungen des Körpers bez. Kopfes wurden so in Form einer geschlossenen Curve verzeichnet, deren Durchmesser um so kleiner war, je fester der Mensch stand. Wurde durch Eintauchen der Füsse in eiskaltes Wasser oder Einreiben derselben mit Chloroform die Empfindlichkeit der Sohlen herabgesetzt, so wurden die Schwankungen grösser und dem entsprechend nahm der Durchmesser der aufgezeichneten Curve beträchtlich zu.

Sitzen. Beim Sitzen ruht die Last des Oberkörpers (Kopf, Rumpf, obere Extremitäten) auf den Sitzknorren des Beckens, welche mit einem Fettpolster versehen sind, das den Druck auf die darunter liegende Haut mildert. Die im Hüftgelenk gebeugten Oberschenkel liegen mit ihrer hinteren Fläche dem Sitz auf und gewähren, indem sie die Körperlast theilweise mittragen helfen, eine nicht unerhebliche Erleichterung. Nun liegt der Schwerpunkt des Oberkörpers allein vor dem 10. Brustwirbel, also über der Unterstützungsfläche, daher der Oberkörper sich im labilen Gleichgewicht befindet und bei der geringsten Erschütterung vor- oder rück- oder seitwärts pendeln bez. sinken müsste, wenn nicht durch Muskelkraft die Wirbelsäule gehalten würde. Sobald die Kraft der Rückenspanner (Ileocostalis, ileolumbalis, longissimus dorsi, complexus cervicis, cervicalis ascendens, levatores costarum) nachlässt, sei es infolge Müdigkeit oder im Schlaf, dann schwankt der Oberkörper mehr oder

weniger stark und nimmt die gebückte Haltung an. Das gewöhnliche Sitzen ohne Rückenlehne erfordert also die Action der Rückenspanner, daher wir dabei viel schneller ermüden, als wenn wir uns gegen eine Lehne anlegen, die das Gewicht des Rumpfes trägt und dadurch die Rückenmuskeln entlastet.

Schwerpunkt und Stehen der Vierfüssler. Bei diesen stützen die Gliedmaassen gleichsam wie vier Säulen den Schwerpunkt des Körpers. Es ist also die Unterstützungsfläche des Körpers ein langgestrecktes schmales Rechteck, dessen Ecken durch die auf dem Boden aufstehenden Füsse gebildet werden und das 3—4 mal so lang als breit ist. Entsprechend der grösseren Unterstützungsfläche stehen die Vierfüssler fester als die Zweifüssler. Bei den grossen Vierfüsslern (Pferd, Rind u. A.) liegt der gemeinsame Schwerpunkt im Rumpf, und zwar wird er infolge des Gewichtes des darüber hinausragenden Halses und Kopfes in den vorderen Abschnitt des Rumpfes und wegen des Gewichtes der darunter befindlichen Gliedmaassen näher der Bauchfläche als der Rückenfläche des Rumpfes verlegt. Nach Colin liegt die Frontalebene, innerhalb deren der Schwerpunkt des Pferdes anzunehmen ist, dicht hinter dem Schwertfortsatz des Brustbeins, die Horizontalebene ist etwa durch das Ende des zweiten Drittels des sternovertebralen Durchmessers zu legen; im Schnittpunkt dieser beiden Ebenen mit der Medianebene liegt der Schwerpunkt. Bei kleineren Vierfüsslern, so beim Hunde, liegt der Schwerpunkt noch etwas mehr nach vorn. Das schwere Gewicht des Rumpfes, das auf den Gliedmaassen lastet, würde, da letztere aus gegen einander beweglichen Knochen bestehen, eine Verkleinerung der Winkel zwischen den einzelnen Knochen bewirken, d. h. das Thier würde zusammenknicken. Es muss diesem Zusammenknicken durch Thätigkeit von Muskeln oder anderen sich spannenden Apparaten entgegengewirkt werden. Während die Hinterbeine direct mit dem Rumpf in Verbindung stehen, hängen die Vorderbeine und das Schulterblatt nur durch Muskeln und sehnige Apparate am Rumpf. Die Mm. cucullares, levatores scapulae, rhomboidei sind stark gespannt und dadurch die Schulterblätter festgestellt. An den Mm. serrati antici majores hängt der Rumpf wie in einer Schwebe, sodass er sich gegen die Schulterblätter nicht verschieben kann. Ausserdem wirken beim Stehen die Strecker sämmtlicher Gelenke mit. Die Zehen werden durch die Last durchgedrückt und gestreckt, es treten deshalb die Zehenbeuger in Wirksamkeit. Bei den hinteren Extremitäten sind die Verhältnisse dadurch andere, dass die einzelnen Knochen nicht wie die der Vorderextremität vertical übereinander gestellt sind. Alle Hausthiere, die gleich zu besprechenden Einhufer (Pferd, Esel) ausgenommen, bedürfen somit zum Stehen der Muskelthätigkeit; daher ermüdet das Stehen sehr und deshalb legen sich die Thiere nieder. Bei ihnen werden die Winkel zwischen den einzelnen Knochen mehr durch Contraction bezw.

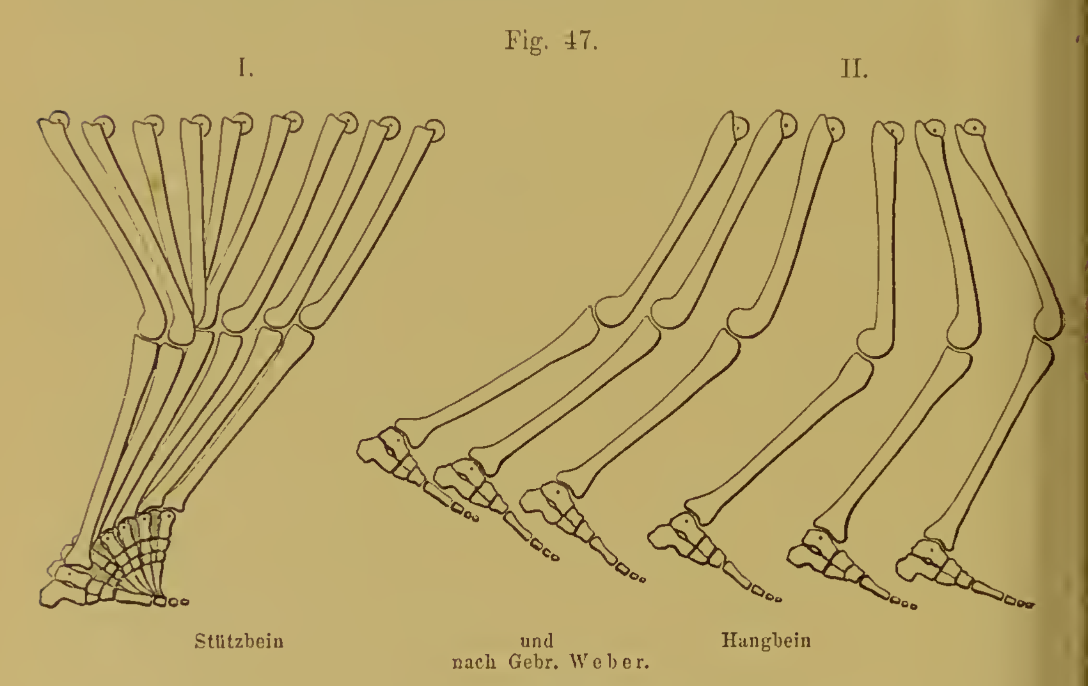
durch Anspannung von Muskeln festgestellt. Die Ermüdung wird einigermassen dadurch hintangehalten, dass die Streckmuskeln, welche für das Stehen in erster Linie in Anspruch genommen sind, an Masse über die Beuger überwiegen (S. 367), daher eine Abwechselung der Muskeln ermöglicht ist. Ausserdem wird die Muskelkraft theils unterstützt, theils sogar ersetzt durch Spannung der Fascien und durch die elastischen Bänder der Zehen bei den Vierfüsslern, so das Fesselband, welches bei jungen Thieren und bei den Carnivoren zum Theil ein Muskel ist und der Verkleinerung des Winkels vom Fesselgelenk unter der Körperlast entgegenwirkt. Ganz anders liegen die Verhältnisse bei den Einhufern. Während bei den übrigen Hausthieren es eigentliche (fleischige) Muskeln sind, welche die Winkel feststellen, werden bei den Einhufern durch Bänder, Sehnen und sehnige Muskeln (so z. B. der Kronbeinbeuger, der sehnige Theil des Schienbeinbeugers u. A.) die Winkel der Knochen festgestellt. Ferner werden durch die Schwere der Contenta des Leibes die von den Extremitäten auf den Rumpf übergehenden Fascien und Sehnen sowie Bandapparate der Extremitäten stärker angespannt. Daher ermüdet das Stehen die Pferde nicht wesentlich, sodass viele Pferde auch stehend (ohne sich zu legen) schlafen. Das ruhig stehende Pferd steht auf beiden Vorder- und nur einem Hinterbein, während das andere Hinterbein leicht gebeugt ist und nur die Spitze des Hufes den Boden berührt, „schildert“; nach einiger Zeit wird mit dem Hinterbein abgewechselt. Der Haupttheil der Last wird von den Vorderbeinen getragen — liegen diese ja auch dem Schwerpunkte des Körpers näher als die Hinterbeine —, und zwar sind sie mit $^1/_5$ des Körpers mehr belastet als die Hinterbeine, bei vorgestrecktem Kopfe sogar mit $^1/_3$. Der Reiter lastet mit $^2/_3$ seines Gewichtes auf den vorderen und nur mit $^1/_3$ auf den hinteren Gliedmaassen des Thieres und, wenn er den Oberkörper nach vorn neigt, auf dem Hintertheil des Thieres sogar nur mit $^1/_5$ seines Gewichtes. Zum Tragen des Halses und des Kopfes bedarf es gleichfalls der Muskelthätigkeit; ihr kommt die Elasticität des starken Nackenbandes wesentlich zu Hilfe.

Als ein normal gebautes Pferd von 384 Kgrm. Gewicht mit der Vorhand (den beiden Vorderbeinen) und mit der Hinterhand (den Hinterbeinen) auf je eine Wage gestellt wurde, fanden Morris und Baucher, dass auf der Vorhand 210, auf der Hinterhand nur 174 Kgrm. lasteten. Hieraus erklärt sich die Neigung des Pferdes, nach vorn zu stürzen. Biegt man den Kopf des Pferdes nach vorn, sodass die Nasenspitze des Thieres bis auf den Bug kommt, dann ist die Vorhand mit 218 Kgrm., also um $^1/_3$ mehr belastet als die Hinterhand. Nimmt man jedoch mittels der Zügel den Kopf zurück, sodass die Nasenspitze bis zur Höhe des Widerristes erhoben wird, dann lasten auf der Vorhand 200 Kgrm., also nur $^1/_{17}$ mehr als auf der Hinterhand. Durch Hochnehmen des Pferdes wird also ein bedeutendes Gewicht nach hinten verlegt und somit die Gefahr des Stürzens verringert. — Bei schulgerechtem Stand des Pferdes, das mit dem Reiter zusammen 448 Kgrm. wog, lagen auf der Vorhand 251 Kgrm.,

über $^1/_3$ mehr als auf der Hinterhand. Durch Rückwärtsneigen des Körpers brachte der Reiter 10 Kgrm., und durch Anziehen des Zaumes weitere 8 Kgrm. nach hinten, sodass beim Pariren des Pferdes 233 Kgrm., also nur $^1/_{12}$ mehr auf der Vorhand lasteten als auf der Hinterhand.

Gehbewegung des Menschen. Bei jeder Ortsbewegung der Thiere wird der Schwerpunkt ihres Körpers verschoben. Sobald der Schwerpunkt eines Körpers in Bewegung gesetzt ist, bleibt er Dank dem Beharrungsvermögen in Bewegung, bis diese vernichtet d. h. durch die zu überwindenden Widerstände: Reibung, Luftwiderstand u. A. m. aufgehoben wird. Zum Zweck der Analyse der einfachen Vorwärtsbewegung des Rumpfes, der Gehbewegungen des Menschen, sieht man zweckmässig vom Anfang der Gehbewegungen, dem ersten Anschreiten, wodurch der ruhende Körper zunächst in Bewegung gesetzt wird, ab und betrachtet den bereits im Gehen begriffenen Menschen. Die Mechanik des Gehens haben Wilhelm und Eduard Weber (1836) klargestellt. Beim Gehen wird der Schwerpunkt des Körpers durch die abwechselnde Thätigkeit beider Beine in horizontaler Richtung vorwärts bewegt. Der Körper ruht dabei nur auf einem Bein, „dem Stützbein oder Stossbein“, während das andere „das Hang- oder Schwungbein“ an ersterem vorbeischwingt. Das Stützbein erfüllt nicht allein den Zweck, den Schwerpunkt zu unterstützen, sondern ertheilt ihm auch eine Propulsivkraft. Das Stützbein (Fig. 47, I) befindet sich

Fig. 47.



Stützbein und Hangbein
nach Gebr. Weber.

in dem Momente, wo es auf den Boden niederkommt (Abbildung I zu äusserst links), in leicht gebogener Lage und verlässt, mittels Abwickelns der Fusssohle, den Boden, den es zuletzt nur noch mit dem Grosszehenballen berührt, in dem Momente, wo es völlig

gerade gestreckt ist (Abbildung I zu äusserst rechts); durch die Last des Rumpfes, der bereits eine Propulsion nach vorn hat, wird das Stützbein um den Stützpunkt des Fusses als Drehpunkt nach vorn gedreht, dabei aber durch die Thätigkeit der Streckmuskeln in demselben Maasse verlängert, als es aus der verticalen Lage in die schräge übergeht, sodass der den Rumpf tragende Oberschenkelkopf, anstatt einen Bogen nach vorn und unten zu beschreiben, in nahezu horizontaler Richtung nach vorn rückt. Nachdem durch das auf's Aeusserste gestreckte Bein der Stoss zu Stande gekommen ist, erfolgt eine kleine Beugung im Hüft- und Kniegelenk, dadurch wird dieses Bein zu kurz und übernimmt nun die Rolle des Hangbeins. Vom Boden abgelöst, hängt es ohne jede Muskelwirkung am Rumpf und muss nach Art eines Pendels, dessen Aufhängepunkt in der Pfanne liegt, nach vorwärts schwingen (Fig. 47, II). Ist dann das pendelnde Bein übergegangen in die Stellung von hinten und oben nach vorn und unten, so benutzen wir unsere Strecker und kommen, indem sich das Bein wieder verlängert, auf den Boden an. Nun ist das Hangbein wieder zum Stützbein geworden. Zur Zeit, wo das eine Bein stösst, ist das andere Bein in Ruhe. In dem Momente, wo das Stützbein den grössten Grad der Streckung erreicht hat, also durch weitere Streckung das Sinken des Schenkelkopfes und des Rumpfes nicht mehr verhindern kann, schwingt das andere Bein vor, tritt in die Stelle des Stützbeins ein und beugt dem drohenden Fall vor. Indem nun, während das eine Bein in Ruhe ist, der Schwerpunkt durch das andere, das Stützbein vorwärts geschoben wird, ändert sich der Aufhängepunkt des ruhenden Beins, und infolge dessen muss auch dieses nach Art eines Pendels vorwärts schwingen. Es ist also zu unterscheiden einmal die Zeit, in welcher das Stützbein unverändert an seinem Fusspunkte verharrt, aber an seinem Aufhängepunkte eine Progressivbewegung erfährt (I), und eine andere Zeit (II), wo für dieses Bein der Aufhängepunkt feststeht, wo das Bein losgelöst ist und nun einen Bogen nach vorn beschreibt. Jedes Bein ist abwechselnd Stossbein und Hangbein. Auch der Aufhängepunkt des Hangbeins behält seinen Platz nicht; er wird vorwärts geschoben, sodass das Schwingen statthat, während der Aufhängepunkt selbst sich nach vorn bewegt. Es beruht dies darauf, dass der Schwerpunkt des Körpers durch die abwechselnden Stösse seitens der alternirenden Beine ständig in Bewegung erhalten wird. Nach der neuesten Darstellung von Le Hello werden diese Stösse durch active Winkelbewegung in der Hüfte ergänzt. Den Zeitraum vom Niederkommen bis zum Ablösen des Beins vom Boden nennt Weber die active Phase des Beins, den der Pendelschwingung die passive Phase. Die Dauer eines Schrittes umfasst den Zeitraum, der zwischen dem Aufsetzen des einen und des anderen Beins auf den Boden verfliesst; die Länge eines Schrittes beträgt im Mittel $^2/_3$ Mtr. Nach Weber sollte die Schwingung des Hangbeins nur unter dem Einfluss der Schwere nach den Pendelgesetzen,

ohne jede Muskelthätigkeit, vor sich gehen, daher die Schwingungszeit gleichlanger lebender und todter Beine übereinstimme; nach Marey erlangt die Pendelbewegung erst durch Muskelaction eine mehr gleichmässige Geschwindigkeit.

Beim Gehen gibt es zwei Zeitabschnitte, während deren beide Beine auf dem Boden aufstehen, und nur einen einzigen Zeitabschnitt, in welchem ein Bein aufsteht, und zwar ein Bein mit dem andern alternirend. Beim gravitätischen Schritt dauern jene beiden Zeitabschnitte länger, bei dem Eilschritt dagegen der, in welchem nur ein Bein aufsteht. Beim Gehen tragen wir den Oberkörper nach vorn geneigt, sodass der Schwerpunkt dauernd ein wenig vor der Verticalebene, in welcher die Drehungsaxe der Schenkelköpfe liegt, erhalten wird. Je mehr der Rumpf nach vorn geneigt ist, desto mehr fällt der Schwerpunkt des Rumpfes, der vor dem 10. Brustwirbel liegt, in die Verlängerung des Stützbeins, desto stärker wird also die Propulsion nach vorn erfolgen. Daher legen wir uns auch beim schnellen Gehen mehr vorwärts als beim langsamen Gehen. Beim schnellen Gehen machen wir eine grössere Anzahl von Schritten in der Zeiteinheit, die Dauer des Schrittes wird daher eine kleinere sein. Die Schritte werden ferner um so grösser, je schneller sie werden, sodass beim schnellen Gehen die Geschwindigkeit der Bewegung nicht nur infolge der grösseren Schrittzahl in der Zeiteinheit, sondern auch der grösseren Schrittweite zunimmt. Soll der Schritt grösser d. i. weiter werden, so muss der Schwerpunkt oder, was äusserlich sichtbar ist, die Trochanteren tiefer getragen werden. Das Hangbein wird somit in ein kürzeres Pendel verwandelt und schwingt schneller, mithin wird die Schrittzahl zunehmen.

Die seitlichen Schwankungen des Körpers bei den Progressivbewegungen, welche die Folge davon sind, dass das Stützbein auf der einen Seite des Schwerpunktes angreift, werden durch die Bewegungen der Arme ausgeglichen. Wenn das linke Stützbein dem linken Theil des Rumpfes eine grössere Geschwindigkeit ertheilt, als dem rechten, so schwingt der rechte Arm vor und verlegt so den Schwerpunkt wieder in die Mitte. Das allmälige Abwickeln der Sohle von der Ferse nach den Zehen (Fig. 47, I) dient dazu, die Zeit zu verlängern, während deren das Stützbein den Boden berührt.

Methodik. Die Weber'sche Methode, die einzelnen Körperhaltungen bei den Geh-, Lauf- und Springbewegungen in continuirlichen Reihen (wie Fig. 47) zu fixiren und so die einzelnen Phasen der Ortsbewegungen darzustellen, hat zuerst Muybridge und in neuester Zeit Anschütz weiter ausgebildet, indem sie die einzelnen Bewegungsphasen, zunächst bei Pferden, in Reihen photographischer Momentaufnahmen, deren jede sich nur nach Hundertsteln einer Secunde bemisst, fixirten. Neuerdings hat in gleicher Weise Marey die einzelnen Bewegungsphasen des Menschen beim Gehen, Laufen und Springen dargestellt (vergl. Fig. 50, S. 380).

Gehbewegungen der Vierfüssler. Die Verschiebung des Schwerpunktes erfolgt der Hauptsache nach durch eine Kraft, welche von den hinteren Extremitäten auf den Rumpf wirkt, während die Vorderbeine nur den Rumpf stützen. Für diese Stosswirkung sind die Hinterbeine besonders geeignet einmal durch die Winkelstellung der das Hinterbein zusammensetzenden Glieder, insofern bei der Thätigkeit der Streckmuskeln das auf dem Boden aufstehende Hinterbein beträchtlich verlängert wird, sodann durch ihre kräftig entwickelten Streckmuskeln. Nach Le Hello können durch aktive Winkelbewegung der Hüftgelenke die Beine auch locomotorisch wirken, ehe der Schwerpunkt vor den Erdpunkt d. h. den Punkt, auf dem der Huf aufsteht, gebracht ist. Ist der Boden fest, sodass er seinerseits dem darauf sich stützenden Hinterbein sich nicht nach unten zu verlängern gestattet, so wird der mit dem oberen Ende desselben verbundene Rumpf nach vorwärts geschoben und zwar um so weiter vorwärts, je schiefer das Hinterbein zum Rumpf gestellt ist. Dieselbe Extremität, welche beim Beginn des Abstosses seitens des Hinterbeins sich hinten befand, wird nach vorn bewegt, um den fallenden Rumpf zu unterstützen, und auf den Boden aufgesetzt, genau so wie dies beim Hangbein des gehenden Menschen der Fall ist, das unmittelbar nach dem Abstoss des Stützbeins vorschwingt und nun seinerseits die Rolle des Stützbeins übernimmt, während das vom Boden abgelöste Stützbein nun zum Hangbein wird. In dem Moment, wo die Gliedmaassen aufgesetzt werden, erleiden sie durch das Auffallen der Körperlast eine Erschütterung. Bei den Wiederkäuern weichen durch das Fallen auf die aufgesetzten Füsse die Zehen auseinander. Die Kraft des Stosses bis zum Rumpf hin wird an den Hinterbeinen durch die schiefe Uebereinanderlagerung der Extremitäten, durch die Winkel, welche die einzelnen Knochen mit einander bilden, gebrochen, an der vorderen Extremität durch die Weichtheile (Muskeln und Fascien), welche die alleinige Verbindung zwischen der Vorderextremität und dem Rumpf herstellen. Ebenso dienen die überknorpelten Gelenkflächen dazu, den Stoss abzuschwächen, ferner das starke Fettpolster an den Sohlen der Sohlengänger, an den Zehenballen der Zehengänger, an den Strahlenkissen der Hufthiere u. A. Bei den Vierfüsslern alterniren regelmässig zwei Beine: auf ein Hinterbein folgt ein Vorderbein und erst dann wieder ein Hinterbein. Es werden beim Schritt z. B. der Reihe nach aufgesetzt: rechtes Vorderbein, linkes Hinterbein, linkes Vorderbein, rechtes Hinterbein. Im Momente, in welchem ein Hinterfuss nach der Vollführung seiner Pendelschwingung auf den Boden niederkommt, ist er schief von hinten und oben nach vorn und unten gerichtet (wie AD, Fig. 48). Da der Schwerpunkt infolge der ihm zuvor ertheilten Propulsion in der Vorwärtsbewegung verharrt, beschreibt das Bein mit dem Rumpf um den aufstehenden Huf als Drehpunkt einen Kreisbogen, gelangt zunächst in die Verticale, wie BD, dann in die Lage CD, so dass er schräg

von oben und vorn nach hinten und unten steht und nun durch eine energische Zusammenziehung der Streckmuskeln sich kraftvoll abstösst. Darauf folgt eine kleine Beugung, durch welche die nun etwas verkürzte Extremität sich vom Boden loslöst und, da sie sich nicht vertical, sondern schief hinter ihrem Aufhängepunkte im Hüftgelenk befindet, als Pendel nach vorwärts schwingen muss. Hierbei ist das sog. „Wechselgelenk" am Sprungbein des Pferdes von Bedeutung. Die starken Seitenbänder sind excentrisch angeheftet, sodass nur Beuge- und Streckstellung Ruhelagen des Gelenkes sind, während in Mittelstellung die Bänder angespannt werden. Das Gelenk schnappt daher aus der gestreckten in die gebeugte Lage, um in dieser zu pendeln.



Fig. 48.

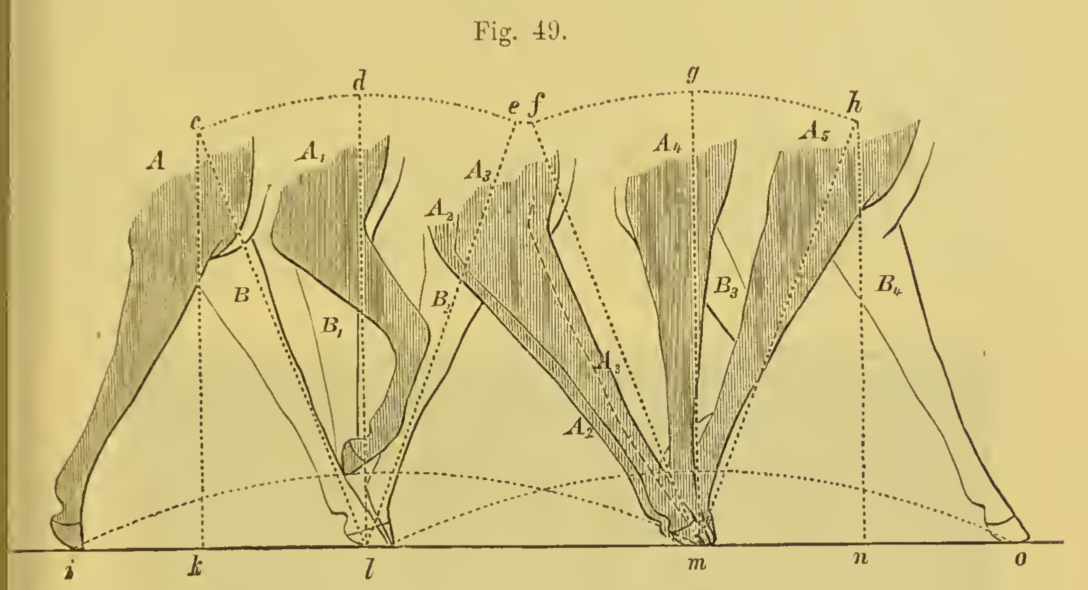


Das stützende und abstossende Hinterbein des Pferdes.

Während das Hinterbein seine Schwingungen ausführt, schwingt gleichzeitig das Vorderbein der abgestossenen Seite. Die Bewegung des Vorderbeins muss beginnen, sobald das abstossende Hinterbein etwa in die verticale Stellung (B D, Fig. 48) gelangt ist. Durch die Vorwärtsbewegung des Rumpfes seitens des abstossenden Hinterbeins wird der Aufhängepunkt des Vorderbeins verändert, dadurch kommt das Vorderbein in die Stellung von vorn und oben nach hinten und unten (Fig. 49, A) und braucht dann nur vom Boden abgehoben zu werden, um in der Richtung, in welcher der Rumpf schwingt, nach vorn sich zu bewegen, ist also in der verticalen (Fig. 49, A_1), wenn das Hinterbein auf den Boden zu kommen sich anschickt. Sobald das Vorderbein in die Verticale gelangt ist, stösst sich das andere Hinterbein ab. Die Pendelschwingungen, die das aufgehobene und ausschreitende Vorderbein macht, während

sein Aufhängepunkt am Rumpf mit letzterem von e nach e vorwärts geschoben wird, sind durch die Stellung A, A_1, A_2 wiedergegeben, der Moment des Niederkommens dieses Vorderbeins mit A_2 und die nunmehr folgende Drehung dieses auf den Boden sich stützenden Vorderbeins, während sein Aufhängepunkt am Rumpf nach und nach von c über f und g nach h vorwärts schwingt, mit A_3, A_4, A_5. Ist das Vorderbein in die Stellung A_5 gelangt, so braucht es nur aufgehoben zu werden, um von neuem zu schwingen, wieder in die Stellung A_1, A_2 zu kommen u. s. f. Im Moment des Aufhebens und Niedersetzens ist der ausschreitende Vorderfuss gestreckt, während des Schwingens leicht gebeugt.

Fig. 49.



Ausschreitendes und stützendes Vorderbein des Pferdes.

Beim Vierfüssler nennt man Schritt die Entfernung zwischen den Fussspuren desselben Fusses, also die Entfernung vom Niederkommen des Fusses bis zum nächstfolgenden Niederkommen desselben Fusses. Der Schritt der Vierfüssler ist mithin doppelt so weit als der des Menschen angenommen (S. 375). Beim Schritt stützen abwechselnd das eine Mal ein gleichseitiges Fusspaar, das andere Mal ein diagonales Fusspaar den Körper: der Schwerpunkt wird also zunächst nach der einen Seite verlegt, kommt dann nach der Mitte zurück u. s. f. Die Dauer des Schrittes ist abhängig von der Schwingungsdauer der Beine. Je höher ein Thier sein Bein hebt, desto kürzer ist das Pendel, desto schneller wird es schwingen. Je tiefer also ein Thier sein Bein hängen lässt, desto länger dauert sein Schritt. Damit die Schwingung zu Stande kommt, muss durch eine kleine Beugung das Bein vom Boden losgelöst werden. Die Schrittlänge schwankt nur um die Hälfte der mittleren Grösse, beim Pferd beträgt sie rund $1^2/_3$ Mtr.; wird der Schritt schnell, so erlangt er die Grösse der durch die Extre-

mitäten umgrenzten Unterstützungsfläche; ist er kleiner, wie z. B. beim Last ziehenden Pferd, so beträgt er nur 0,5 bis 0,8 Mtr.

Eine Abart der Schrittbewegung ist der **Passgang**. Diesen zeigen Dromedare, Giraffen, seltener Rinder, noch seltener Pferde und nur ab und zu sehr grosse Hunde; er ist nicht gerade selten bei ganz jungen und schwachen Thieren. Bei der Passbewegung schwingen die beiden gleichseitigen Beine gleichzeitig; es findet also ein regelmässiger Wechsel zwischen den Schwingungen des einen gleichseitigen Fusspaares und des anderen statt; dadurch wird der Schwerpunkt abwechselnd von rechts nach links verlegt und umgekehrt. Die Länge des Schrittes ist bei der Pass- und Schrittbewegung dieselbe. Die grössere Geschwindigkeit des Ganges wird dadurch erreicht, dass die Zeit erspart wird, welche der Schwingungsdauer eines Beins entspricht, da jede Seite je $^1/_4$ der Zeit spart. Für den Reiter hat die Passbewegung die Unannehmlichkeit, dass er abwechselnd von der einen Seite nach der anderen hinübergeworfen wird.

Lauf des Menschen. Beim Gehen des Menschen gibt es (S. 376) zwei Zeitabschnitte, während deren beide Beine auf dem Boden aufstehen, und nur einen Zeitabschnitt, in welchem ein Bein aufsteht. Beim Laufen (Fig. 50) gibt es nun einen Moment,

Fig. 50.

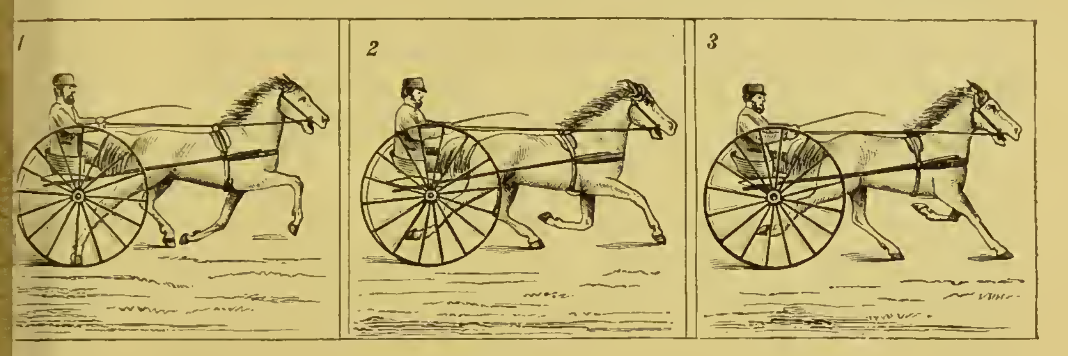


Photographische Momentbilder eines Läufers, nach Marey.

wo das eine Bein bereits vom Boden abgelöst ist, während das andere noch schwingt, wo also beide Beine gleichzeitig in der Luft schweben (II, V, VIII); doch ist dieser Zeitabschnitt viel kürzer als derjenige, während dessen je ein Bein auf dem Boden ist (I, VI, VII, bez. III, IV, IX). In Folge der kräftigen Streckung der Beine wird dem Körper eine Propulsion ertheilt, er wird gewissermaassen durch die Luft geworfen. Je schneller der Lauf, desto längere Zeit schwebt der Körper in der Luft. (In Fig. 50 entspricht jedes Einzelbild $^1/_{10}$ Sec., sodass, laut der auf der Grundlinie angebrachten Maasstheilung in Metern, pro Secunde 3 Mtr. durchlaufen werden.)

Trab der Thiere. Dasselbe, was der Lauf beim Menschen, ist der Trab, den insbesondere Pferde zeigen, seltener Rindvieh, noch viel seltener andere Vierfüssler. Gleichzeitig mit dem stossenden Hinterbein (Fig. 51, 1) vollzieht die gleiche Bewegung das diagonale Vorderbein. Jedesmal vergeht aber eine gewisse Zeit zwischen dem Moment, wo z. B. das rechte Hinterbein sich abgestossen hat (1) und das linke auf den Boden kommt (3). Die Schwingung des diagonalen Fusspaares beginnt schon, während das andere noch nicht zu Boden gekommen ist. Die Zeit, während deren der Körper in der Luft schwebt (2), ist verschieden lang.

Fig. 51.



Trab.

Während sie bei sehr kurzem Trab fast Null ist, stösst bei sehr raschem Trab das zweite Fusspaar bereits ab, wenn das erste in die Verticalstellung gelangt ist. Beim gewöhnlichen Trab währt nach Marey die Dauer des Auftretens durchschnittlich doppelt so lange, als die Zeit, während deren der Körper in der Luft schwebt. Jeder Schritt ist beim Trab etwa $2^2/_3$ Mtr. lang. Die Schnelligkeit beim Trab der Pferde ist im Durchschnitt 3—4 Mtr. in der Secunde, doch kann sie bei guten Trabern doppelt und dreimal so gross werden.

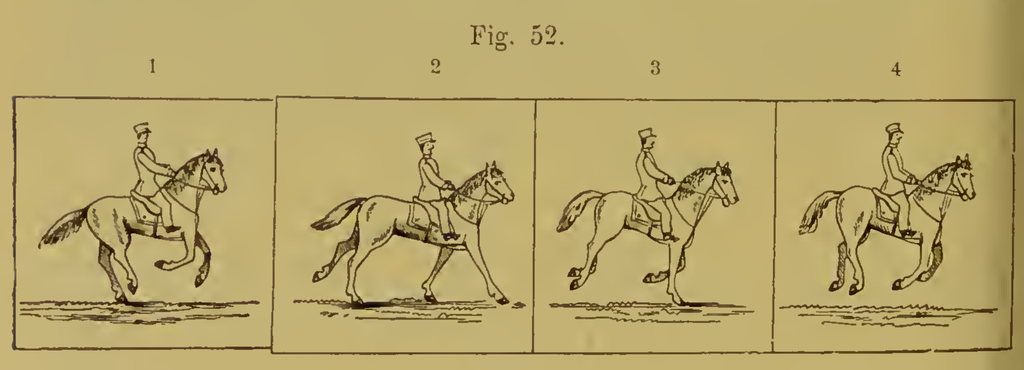
Sprung des Menschen. Viel länger kann der Körper in Bewegung sein und einen grösseren Raum durchmessen, während er in der Luft schwebt, beim Sprung. Es braucht nur die Geschwindigkeit, mit der die kraftvoll gestreckten Beine den Körper abstossen oder richtiger emporschnellen, grösser zu sein, als bei den bisher betrachteten Bewegungen. Ein Sprung braucht keine Progressivbewegung zu sein; er kann auch auf der Stelle geschehen; man braucht nur während des Abstossens den Schwerpunkt vertical zu tragen, also in gerader aufrechter Haltung sich abzustossen. Legt man den Rumpf und damit den Schwerpunkt etwas nach vorn, so kommt es zugleich zu einer Progressivbewegung und zwar zu einer um so ausgedehnteren, je mehr der Rumpf nach vorn gelegt ist. Der Wurf ist also um so beträchtlicher, je schiefer die Beine zum Rumpf stehen, wie das beim

Ansprung der Fall ist, wo nur das eine Bein möglichst schief zum Rumpf gestellt wird.

Carrière der Thiere. Kein Thier kann springen, wenn es sich nicht aufrichtet. Je mehr sich die Längsaxe des Rumpfes der Längsaxe des stossenden Hinterbeins nähert, desto grösser wird die werfende Kraft des Beins, der Wurf des Rumpfes. Der Winkel zwischen Hinterbein und Rumpf kann also sofort grösser gemacht werden, wenn das Thier sich mit den Vorderbeinen in die Höhe richtet, sodass die Rumpfaxe möglichst in die Verlängerung der Hinterbeinaxe fällt. Mit Hilfe der Rückenmuskeln (M. longissimus dorsi und dessen vorderen und hinteren Verlängerungen, dem Spinalis und Semispinalis dorsi, den Glutaei mit dem Biceps femoris) wird der Rumpf aufgerichtet. Es folgen bei der Sprungbewegung auf einander: Erhebung der Vorderbeine mit Aufrichtung des Rumpfes und kraftvolle Abstossung der Hinterbeine. Bei der Carrière der Vierfüssler findet eine progressive Sprungbewegung statt. Durch gleichzeitige energische Streckung beider Vorderbeine wird das Vordertheil in die Höhe geschnellt, kurz danach strecken sich beide Hinterbeine, stossen sich kraftvoll ab, sodass der Rumpf durch die Luft geworfen wird, dann schlagen beide Vorderbeine gleichzeitig auf; diese stützen die Körperlast und hemmen die Bewegung ein wenig. Infolge des Beharrungsvermögens schwingt der Körper weiter nach vorn, dadurch kommen die Hinterbeine wieder so zu stehen, dass sie aufschlagen; zu gleicher Zeit wird das Vordertheil durch die sich energisch streckenden Vorderbeine wieder in die Höhe geschnellt, dann stossen sich die Hinterbeine von Neuem ab, und es kommt so wieder ein Wurf des Rumpfes durch die Luft zu Stande. Beim Sprunglauf hört man dem entsprechend zwei Hufschläge, und zwar je einen Doppelhufschlag vom vorderen und vom hinteren Beinpaar. Die beim Sprunglauf mögliche Schnelligkeit ist ausserordentlich gross, dabei kann günstigsten Falls 1 Kmtr. in wenig mehr als 1 Minute zurückgelegt werden.

Galop der Thiere. Der schnelle Galop oder Rennlauf ist derjenige, der eine möglichst rasche Progressivbewegung bewirkt. Bei der Betrachtung

Fig. 52.



Galop.

der Bewegung der Gliedmaassen beim Galop geht man am besten von der Ruhestellung des Pferdes aus. Einem geübten Reiter fällt es thatsächlich nicht schwer, mit einem gut zugerittenen Pferde von der Stelle aus anzugalopiren. Beim Rechtsgalop würde das Pferd auf die geeignete Hülfe des Reiters hin zunächst das rechte Vorderbein erheben, sodann die linke Vordergliedmaasse, unmittelbar darauf die rechte hintere. Die linke Hintergliedmaasse stützt in

diesem Momente allein (Fig. 52, 1). Durch Streckung der fussenden Extremität wird der Rumpf nach vorn bewegt und, während der linke Hinterfuss den Boden verlässt, zunächst von der rechten hinteren, unmittelbar darauf (beim Mittelgalop fast gleichzeitig, beim kurzen resp. langen mit merklichem Zeitunterschied) von der linken vorderen Extremität aufgefangen (2). Zuletzt erreicht die rechte Vordergliedmaasse wiederum den Boden, so dass man, mit Rücksicht auf die Fussfolge beim Erheben der Gliedmaassen vom Boden aus der Ruhelage bis zu dieser Bewegungsphase, sagen kann, die Gliedmaassen werden in umgekehrter Reihenfolge mit dem Boden in Berührung gebracht, als sie denselben verlassen haben. Hiermit ist aber ein vollständiger Galopsprung noch nicht beendet. Nachdem die rechte Vordergliedmaasse zum Stützbein geworden ist, nehmen auch die in Phase 2 stützenden diagonalen Extremitäten Hangbeinstellung ein, der Rumpf wird nunmehr (3) ausschliesslich von der rechten Vorderextremität getragen. Im nächsten Zeitmoment geht aber auch die letztere in Hangbeinstellung über. Infolge der Propulsion des Rumpfes schweben Ross und Reiter über den Boden dahin (4), wobei die Hinterextremitäten des Pferdes eine leichte Beugebewegung ausführen. Von den auf diese Weise der Schwerpunktslinie des Rumpfes genäherten Phalangen würden die des linken Hinterfusses in der anschliessenden Bewegungsphase den Boden zunächst allein erreichen; damit ist die Ausgangshaltung von Phase 1 wiederhergestellt. Unter Wiederholung der Einzelbewegungen von der Streckung des linken Hinterbeins und Ueberführung desselben in Hangbeinstellung, Fussen der diagonalen Gliedmaassen etc. erfolgt weiterhin der zweite Galopsprung u. s. f. Beobachtet man ein bereits im Galop befindliches Pferd, so wird in diesem Falle die Auffassung von der Fussfolge, conform den in den Figuren fixirten Bewegungen, eine andere als oben geschildert. Die linke hintere abstossende Extremität, die den Boden zuerst verlassen hat (2), fusst nach Vollführung eines Galopsprunges auch wieder zuerst, aus der Schwebestellung auf demselben ankommend. In diesem Sinne ist man zu dem Ausspruch berechtigt: die Gliedmaassen erreichen den Fussboden in derselben Reihenfolge, als sie denselben verlassen haben. Der gewaltige Stoss, den die Extremitäten beim Galop durch das Auffallen der durch die Luft geworfenen Körperlast bekommen, wird dadurch gemildert, dass er durch das nacheinander erfolgende Aufschlagen der Füsse (daher man beim Galop 3 Hufschläge hört) gleichsam in Bruchtheile zerlegt wird. Bei dem eben geschilderten Mittelgalop (auch Schul- oder Exercirgalop genannt) beträgt die Schnelligkeit der Bewegung 3—4 Mtr. in der Secunde. Die gleiche Ausführung der verschiedenen Bewegungsphasen, nur in wesentlich schnellerem Tempo charakterisirt den schnellen (Renn- oder Jagd-) Galop. Beim Jagdgalop durchmisst ein gutes Pferd 12 Mtr. in der Secunde, also 1 Kmtr. in $1^1/_2$ Minuten; die Weglänge von 12 Mtr. ist auf 2 Galopsprünge vertheilt. Die besten Rennpferde bringen es auf 20 Mtr. in der Secunde, legen also 1 Kmtr. in knapp 1 Minute zurück.

Rückwärtsgehen. Beim Rückwärtsgehen muss der Schwerpunkt des Thieres von vorn nach hinten verlegt werden. Zum Rückwärtsgehen ist, streng genommen, nur der Mensch eingerichtet; da er sich nur auf die Unterextremitäten stützt, bedarf es einfach einer Verlegung des Schwerpunktes nach hinten durch mässiges Rückwärtsneigen des Rumpfes, damit die abstossenden Beine die Rückwärtsbewegung bewirken. Bei den Vierfüsslern kann diese Ver-

schiebung nur bewirkt werden durch eine Kraft, die im Sinne der Bewegungsrichtung hinter dem Schwerpunkt angreift: die Vorderextremitäten; diese strecken sich nach hinten, stemmen sich gegen den Boden und verschieben dadurch den Rumpf nach hinten. Da die Vorderbeine weder vermöge ihrer Knochenanordnung noch ihrer Muskelkraft geeignet sind, der Körperlast den erforderlichen Impuls zu geben, ist das Rückwärtsgehen für die Thiere sehr anstrengend, und dies um so mehr, als die Vorderbeine mit dem Rumpf nur durch Weichtheile (Muskeln und Fascien) verbunden sind (S. 372): daher die seitlichen Abweichungen des Rumpfes bei der Rückwärtsbewegung. Die Last des Körpers wird hauptsächlich von den Hinterbeinen getragen. Die Contraction der Rückenstrecker macht die bewegliche Wirbelsäule zu einem steifen Stab und erleichtert dadurch den Vorderbeinen die Verschiebung des Rumpfes; es werden daher bei dieser Gangart die Rücken-, Kreuz- und Lendenmuskeln dauernd angestrengt.

Schwimmen. Alle Gewebe und Organe sind specifisch schwerer als das Wasser, das Fett ausgenommen. Da die Luft ein viel geringeres specifisches Gewicht besitzt, so wird die specifische Schwere des Gesammtkörpers um so kleiner sein und sich um so mehr der des Wassers nähern, je mehr Luft in den Lungen bez. im Darm ist. Im Mittel ist das spec. Gewicht des menschlichen Körpers grösser als das des Flusswassers (= 1) und meist kleiner als das des Meerwassers (= 1,026). Beim ruhigen Liegen auf dem Rücken, wobei fast nur Mund und Nase sich über dem Wasser befinden, bedarf es zum Verhindern des Untersinkens nur mässiger stossender Bewegungen der Hände nach abwärts; Streckung und Adduction der Beine bewirkt schon Fortbewegung des Körpers. Wird wie beim Schwimmen auf dem Bauch der Kopf über Wasser gehalten, so resultirt eine etwas grössere spec. Schwere des unter Wasser befindlichen Körpers, daher es zum Verhindern des Untersinkens stärkerer stossender Bewegungen der Arme nach hinten (mit nachfolgender Anziehung der Ellbogen an den Leib) bedarf. Zur Fortbewegung dient das rhythmische Vorstossen der aneinander gelegten Arme zugleich mit Adduction und Streckung der Beine nach hinten und gegen die Tiefe. Grosse Säuger wie Pferde schwimmen noch leichter, als der Mensch, weil die specifische Schwere ihres Körpers infolge des grossen Luftvolumens in der Lunge nur wenig grösser als die des Wassers ist; die rasche Bewegung der Gliedmaassen ermöglicht eine schnelle Vorwärtsbewegung. Kleinere Säuger, wie Hunde, deren specifisches Gewicht dem des Menschen näher kommt, bewegen sich mit den vier Extremitäten durch das Wasser gleichsam gehend oder rudernd.

Tragen und Ziehen von Lasten. Beim Reiten tragen die Thiere die Last des Reiters; es ist also diese Verwendung nur eine Abart des gewöhnlichen Lasttragens auf dem Rücken. Dass die Last des Reiters sich in verschiedenem Grade auf Vorder- und Hinterbeine vertheilt, ist bereits erörtert worden (S. 373). Festigkeit, Kürze und möglichste Convexität des Rücken- und Lendentheils der Wirbelsäule begünstigen die Tragkraft. Damit hängt es wohl auch zusammen, dass Maulthiere im Verhältniss zu ihrer Körpergrösse schwerere Lasten zu tragen im Stande sind als z. B. Pferde. Dass die Last geeignet vertheilt und nicht etwa gerade auf solche Stellen wirken darf, wo scharfe Knochentheile unmittelbar unter der Haut liegen, ist selbstverständlich. Im Uebrigen erfolgt die Bewegung des belasteten Körpers ebenso wie die des

unbelasteten, nur dass sich je nach der Grösse der Last, die fortzubewegen ist, die Geschwindigkeit der Bewegung entsprechend verringert. Befindet sich die Last hinter dem Thiere, so ist zur Fortbewegung der Last eine Zugleistung erforderlich. Beim Sielengeschirr zieht die Last an einem breiten, der Brust sich anschliessenden Riemen, beim Kummet an einem starren Ring, der auf dem hinteren Theile des Halses vor den Schulterblättern ruht. In beiden Fällen kommt es also darauf hinaus, als wäre die Last vor die Brust des Thieres gestellt und müsste bei der Bewegung des Thieres vorwärts geschoben werden; demnach besteht die Arbeit eines Last ziehenden Thieres in dem Vorwärtsschieben der vor dessen Brust befindlichen Last. Nun kann man sich das Gewicht des Körpers und der Last als eine vereinigte Last denken, deren gemeinschaftlicher Schwerpunkt um so mehr nach vorn, in die Last hineinrückt, je grösser die letztere ist. Da nun die Vorderbeine sich hinter dem zu schiebenden gemeinschaftlichen Schwerpunkte befinden, so können hier auch die Vorderbeine, wenn sie sich strecken, stossen. Nur wird die Wirkung der Vorderbeine, weil sie nicht fest mit dem Rumpf verbunden sind und schwächere Streckmuskeln haben, nicht so gross sein, als die der Hinterbeine. Die der Bewegung ertheilte Geschwindigkeit vertheilt sich auf Körper und Last, also auf den stossenden und gestossenen Körper. Nun lehrt die Physik, dass, wenn ein bewegter unelastischer Körper auf einen ruhenden unelastischen Körper stösst, sich beide, wofern ihre Masse gleich ist, nach dem Stoss weiter mit der halben Geschwindigkeit und in der Richtung des stossenden bewegen; bei ungleichen Massen findet eine Bewegung beider in der Richtung des stossenden mit gleicher Geschwindigkeit statt, deren Grösse von dem Verhältniss der Masse des stossenden zu dem gestossenen Körper abhängt, und zwar um so kleiner wird, je grösser die Masse des zu stossenden Körpers ist und, letzteren als gleich angenommen, um so grösser, je grösser die Masse des stossenden Körpers ist, daher ist beim Lastziehen auch das Gewicht des den Zug leistenden Thieres von wesentlicher Bedeutung. Je schwerer das Thier ist, das zur Zugleistung verwendet wird, desto schneller wird unter sonst gleichen Bedingungen die Last bewegt.

Stimme und Sprache.

Der mit einer gewissen Kraft durch den Kehlkopf der Thiere getriebene Exspirationsstrom erzeugt Töne, deren Zahl, Stärke und Klangfarbe bei den verschiedenen Thieren sehr variirt und deren Gesammtheit die Stimme der Thiere bildet.

Jeder Körper, welcher sich im Zustande pendelartiger Schwingungen befindet, erregt in den ihn umgebenden elastischen Medien eine Wellenbewegung, die Schallwellen, d. h. abwechselnde Verdünnungen und Verdichtungen der Luft, die, zu unserem Ohr fortgepflanzt, in uns die Empfindung des Schalles hervorbringen. Erfolgen die Schwingungen eines elastischen Körpers regelmässig periodisch mit einer gewissen Geschwindigkeit, so haben wir die Empfindung des Tones, erfolgen sie unregelmässig aperiodisch, so haben wir die Empfindung eines Geräusches. Der Ton ist um so höher, je grösser die Anzahl der Schwingungen in der Zeiteinheit ist; er ist um so intensiver, je stärker die Ausbiegungen, die Schwingungsamplitude der Schallwellen ist. Unter

Klangfarbe oder Timbre versteht man die Eigenthümlichkeit, durch welche sich, bei gleicher Höhe und Stärke, der Ton verschiedener Instrumente in charakteristischer Weise unterscheidet, und diese Eigenthümlichkeit besteht darin, dass mit jedem Ton unserer musikalischen Instrumente (dem sog. Grundton) immer eine Zahl von bestimmten höheren Tönen, sog. Obertönen oder Partialtönen mitklingen, deren Schwingungszahl zu der des Grundtons in dem einfachen Verhältnisse der Zahlenreihe steht; die Zahl und Stärke der Obertöne, die bei verschiedenen Instrumenten mitklingen, sind verschieden und erzeugen dadurch die charakteristische Klangfarbe jedes Instruments.

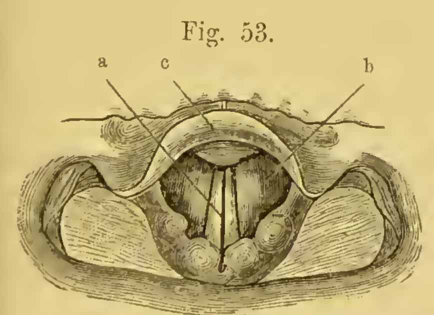
Das Stimmorgan der Thiere, der Kehlkopf, ist einer Zungenpfeife vergleichbar, und zwar sind die Stimmbänder (Ligg. thyreo-arytaenoidea inf.) die Zunge dieses Zungenwerks. Wenn ein Luftstrom durch eine Oeffnung hervordringt, die durch die Schwingungen einer elastischen Platte „Zunge“ in regelmässigen Intervallen geschlossen und wieder geöffnet wird, so entsteht infolge der bei jedem Freiwerden der Oeffnung erzeugten Luftstösse ein Ton, der von der Schwingungsdauer der federnden Zunge abhängig ist. Dieselbe Wirkung, die bei den gewöhnlichen Zungenpfeifen (z. B. der Mundharmonika) durch eine starre, aber elastische und schwingbare metallische Zunge hervorgebracht wird, kann auch durch membranöse elastische Platten erzeugt werden, welche die Lippen eines schmalen Spaltes bilden und durch ihre Schwingungen den Spalt abwechselnd öffnen und schliessen. Solche Pfeifen nennt man membranöse Zungenpfeifen. Die die Exspirationsluft austreibenden Lungen repräsentiren: den Blasebalg, die die Luft zuführende Luftröhre: die Windlade, der Kehlkopf: die eigentliche membranöse Zungenpfeife, die Rachen-, Mund- und Nasenhöhle: das Ansatzrohr der Zungenpfeife.

Beobachtungen an lebenden Menschen und Thieren sowie Versuche an ausgeschnittenen Kehlköpfen menschlicher Leichen oder frisch getödteter Thiere lehren, dass die Töne nur durch die Schwingungen der unteren wahren Stimmbänder und weder unter noch über ihnen gebildet werden. Legt man an der Luftröhre unter den Stimmbändern eine Oeffnung an, so hört die Stimme auf; über den Stimmbändern ist das gleiche Verfahren auf die Stimmbildung selbst ohne Einfluss. Johannes Müller (1837) hat gezeigt, dass ein auf die unteren Stimmbänder reducirter Kehlkopf, von unten angeblasen, noch im Stande ist, Töne zu erzeugen. Doch müssen für die Stimmbildung noch zwei wesentliche Bedingungen erfüllt sein. Einmal muss der Exspirationsstrom an den Stimmbändern ein Hinderniss für sein Entweichen aus dem Kehlkopf finden, d. h. die Stimmbänder müssen so genähert sein, dass die zwischen ihnen gelegene Oeffnung, die Stimmritze, zu einem feinen schmalen Spalt verengt ist, und zweitens müssen sie selbst so gespannt sein, dass sie von dem andringenden Luftstrom in Schwingungen versetzt werden und letztere auf die Luft des Ansatzrohres übertragen können.

Während man früher zur Beobachtung des Verhaltens der Stimmritze und der bei der Stimmgebung in Betracht kommenden Veränderungen der Stimmbänder auf die Untersuchung ausgeschnittener Kehlköpfe von Menschen oder Thieren angewiesen war, bei denen die Muskelwirkung durch passend angebrachte Gewichte ersetzt wurde, wie dies zuerst in den grundlegenden Versuchen von Müller geschehen ist, können seit der Entdeckung des Kehlkopfspiegels durch den italienischen Gesanglehrer Garcia (1855) die Stimmbänder am lebenden Menschen direct beobachtet werden. Der Kehlkopfspiegel besteht im Wesentlichen aus einem in der Mitte durchlöcherten Hohlspiegel, der das Licht, entweder directes Sonnenlicht oder besser das einer hellen Lampe, in den weit geöffneten Rachen des zu Untersuchenden wirft. In den Rachen wird nun ein mit langer Handhabe versehener kleiner runder Metall- oder Glasspiegel so eingeführt, dass er das in den Rachen hineingeworfene Licht nach unten, nach dem Kehlkopf reflectirt, dessen Bild der Beobachter durch die centrale Oeffnung des Beleuchtungsspiegels betrachtet. Diese Untersuchungsmethode des Kehlkopfs, die Laryngoscopie, ist von Czermak und Türck zuerst beim Menschen verwerthet worden. Unsere Kenntnisse, besonders über das Verhalten der Stimmbänder bei der Stimmgebung, sind dadurch wesentlich geklärt und gesichert worden. — Neuerdings haben auch beim Pferde, bei dem das tief hinabreichende Gaumensegel sich bislang als ein schweres Hinderniss erwiesen hatte, Polansky und Schindelka die Laryngoscopie anwenden gelehrt. Bei lebenden Hunden und Katzen kann man nach Longet nach weitem Aufsperren der Maul- und Rachenhöhle und Hervorziehen der Zunge den Kehlkopf ohne Spiegel direct betrachten, wofern man mit einem scharfen Häkchen den Kehldeckel aufrichtet.

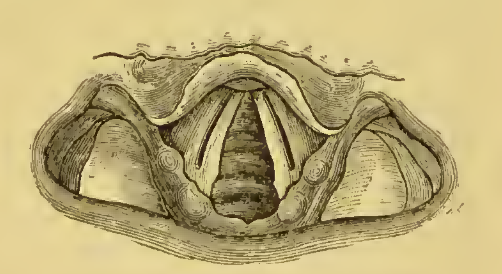
Die aus elastischem Gewebe bestehenden und mit (der hier Pflasterepithel tragenden) Schleimhaut überzogenen, unteren breiten Stimmbänder ziehen von der hinteren Fläche des Schildknorpels zu der vorderen Kante der Giessbeckenknorpel. Der zwischen ihnen gelegene Spalt besteht aus zwei Portionen, der vorderen oder eigentlichen Stimmritze (Glottis vocalis) und der hinteren, zwischen den medialen Flächen der Giessbeckenknorpel gelegenen Athemritze (Glottis respiratoria). Beim Einathmen wird der Spalt zwischen den Stimmbändern, insbesondere der hintere Abschnitt, erweitert (Fig. 54). Sobald aber Stimmgebung stattfinden soll, wird die Stimmritze geschlossen; die Athemritze ist bei der Stimm-

Fig. 53.



Kehlkopfbild beim Anlauten.
a Wahres, b falsches Stimmband. c Kehldeckel.

Fig. 54.



Kehlkopfbild beim Einathmen.

gebung unbetheiligt (Fig. 53). Der Schildknorpel und die Giessbeckenknorpel sind mit dem Ringknorpel gelenkig verbunden und zwar derart, dass die Platte des Schildknorpels dem Ringknorpel genähert resp. von ihm entfernt und damit die Stimmbänder gespannt oder entspannt werden können. Die pyramidenförmigen Giessbeckenknorpel drehen sich auf dem Ringknorpel um ihre verticale Axe, sodass ihre Kanten verschiedene Stellungen zu einander einnehmen und so der Stimmbandfortsatz, die vordere Kante, an die sich die Stimmbänder anheften, der Mittellinie genähert oder von ihr entfernt und damit die Form der Athemritze und der Stimmritze verändert werden kann. C. Ludwig nennt deshalb den Ringknorpel: Grundknorpel, den Schildknorpel: Spannknorpel und die Giessbeckenknorpel: Stellknorpel.

Function der Kehlkopfmuskeln. Der M. crico-thyreoideus bewegt bei seiner Zusammenziehung die hintere Partie des Ringknorpels abwärts, während der Schildknorpel durch die an ihn sich heftenden Muskeln (M. hyothyreoideus, sternothyreoideus, constrictor pharyngis inf.) fixirt wird; dadurch werden die auf der hinteren Fläche des Ringknorpels aufsitzenden Giessbeckenknorpel und somit auch die Stimmbänder nach hinten und unten gezogen d. h. verlängert und damit stärker gespannt. Nun gibt aber eine gespannte Membran einen höheren Ton als eine minder gespannte, somit wird durch die Thätigkeit des M. cricothyreoideus die Stimme höher. Derjenige Muskel, welcher die Stimmbänder schlaffer macht, wird somit die Stimme vertiefen. Dazu dient der M. thyreo-arytaenoideus, welcher in den Stimmbändern selbst verlaufend bei seiner Contraction diese verkürzt, also entspannt. Zugleich wird durch die medianwärts vorspringenden Stimmbandränder die Stimmritze verengt. Die Mm. crico-arytaenoidei postici (von der hinteren Fläche des hinteren Halbringes des Ringknorpels schräg lateral- und aufwärts zur äusseren Kante der Giessbeckenknorpel) drehen die äussere Kante der Giessbeckenknorpel nach hinten und medianwärts, verlängern und erweitern dadurch die Stimmritze (und Athemritze) zu einer rhomboidalen Spalte. Die Mm. crico-arytaenoidei laterales (vom oberen Rande der Seitentheile des Ringknorpels schräg nach hinten und oben zum Muskelfortsatz) sind Antagonisten der vorhergehenden; sie verengern die Stimmritze, nur nicht so stark wie der M. thyreo-arytaenoideus. Die Mm. arytaenoidei transversi et obliqui (auf der hinteren Fläche der Giessbeckenknorpel) nähern die beiden Giessbeckenknorpel, verengern damit die Athemritze; beim Zusammenwirken dieser mit dem M. thyreo-arytaenoideus ist sowohl die Stimm-, als die Athemritze vollständig geschlossen. Mit Ausnahme des M. cricothyreoideus, den der N. laryngeus sup. versorgt, werden alle übrigen Kehlkopfmuskeln vom N. laryngeus inf. innervirt. Nach Durchschneidung beider Nn. laryngei inf. wird, wie schon Galen (c. 130 n. Chr.) beim Schwein ermittelt hat, die Stimme klanglos und rauh.

Druck bei der Stimmgebung. Soll Stimmgebung erfolgen, so muss zunächst durch die Wirkung der Mm. crico-arytaenoidei laterales die beim ruhigen Athmen rautenförmige Stimmritze zu einem feinen schmalen Spalt verengt, sodann müssen die Stimmbänder selbst durch Contraction der Mm. crico-thyreoidei in einen gewissen Grad von Spannung, in einen schwingungsfähigen Zustand versetzt werden. Kann infolge von Lähmung der Mm. crico-arytaenoidei laterales oder ihrer Nerven die Stimmritze nicht verengt werden, so erfolgt keine Stimmbildung, vielmehr kommt es nur zur Entstehung eines blasenden Geräusches. Endlich muss, wie bei jeder membranösen Zungenpfeife, der anblasende Luftstrom ein kräftiger sein, weil er einmal den fast geschlossenen Spalt der Stimmritze zu eröffnen und dann die Stimmbänder selbst in Schwingungen zu versetzen hat. Hierfür genügt die Druckkraft des ruhigen Exspirationsstroms (S. 108) nicht, vielmehr bedarf es dazu eines kräftigen Exspirationsstosses von mindestens 12 bis 15 Mm. Quecksilberdruck, wie er nur unter Mithülfe der auxiliären Exspirationsmuskeln, in erster Linie der Bauchmuskeln (S. 103) zu Stande kommt. Wird daher die Kraft des Exspirationsstosses dadurch gebrochen, dass die Luft infolge einer künstlich angelegten Oeffnung unterhalb der Stimmbänder zum Theil durch diese entweichen kann, so kommt es nicht zur Stimmbildung.

Die Höhe oder Tiefe der Stimme ist zunächst abhängig von der Anzahl der Schwingungen in der Zeiteinheit. Je kürzer und schmäler eine Membran, desto häufiger kann sie in der Zeiteinheit schwingen, ebenso je stärker sie gespannt ist und je kräftiger sie angeblasen wird. Die Höhe des Tons wird also einmal von der Länge, dann von der Spannung der Stimmbänder und endlich von der Kraft des Exspirationsstosses abhängen. Daher begreift es sich, dass jüngere Thiere, die kürzere Stimmbänder besitzen, als ältere, auch eine höhere Stimme haben als Erwachsene. Die Länge der Stimmbänder in der Ruhe beträgt nach Grützner bei Knaben unter 14 Jahren etwa 11, bei Männern 18 Mm. Ebenso werden Frauen, deren Stimmbänder in der Ruhe nur etwa 13 Mm. lang sind, eine höhere Stimme haben als Männer. Sobald mit Entwicklung der Mannbarkeit auch die Stimmbänder länger werden, vertieft sich die Stimme „mutirt". Dass durch die Thätigkeit der Mm. crico-thyreoidei, welche die Stimmbänder stärker spannen, der Ton höher wird, ist bereits angeführt worden (S. 388). Je stärker endlich die Stimmbänder angeblasen werden, desto höher wird der Ton; daher werden auch höhere Töne in der Regel mit stärkerem Anspruch d. h. forte gegeben. Die Höhe des Tons ist sowohl von der Configuration des Anspruchrohrs: der Luftröhre, als von der des Ansatzrohrs: Rachen-, Mund- und Nasenhöhle unabhängig. Ebenso hat bei gleicher Spannung der Stimmbänder die grössere oder geringere Enge der Stimmritze keinen wesentlichen Einfluss auf die Höhe des Tons, nur spricht bei weiter Stimmritze der Ton schwerer an und ist weniger klangvoll.

Soll ein Ton bei gleicher Höhe stärker oder lauter gesungen werden, so muss die Stärke des Anblasens, der Exspirationsdruck gesteigert werden. Da nun aber membranöse Zungen infolge stärkeren Anblasens zugleich auch schneller schwingen, also ihren Ton erhöhen, so muss, soll bei grösserer Stärke des Tons seine Höhe unverändert bleiben, entsprechend der grösseren Intensität des Anblasens auch die Spannung der Stimmbänder modificirt, verringert werden. Es findet hier zwischen der Stärke des Luftstosses und der Grösse der Stimmbandspannung eine Compensation statt. Man nennt diese nach J. Müller: die Compensation der Kräfte am menschlichen Stimmorgan.

Kehlkopf und Ansatzrohr. Ueber den wahren und zwischen diesen und den oberen oder falschen Stimmbändern liegen die Morgagni'schen Ventrikel. Ihre physiologische Bedeutung besteht wohl darin, die wahren Stimmbänder aussen frei zu machen, damit sie ungehindert schwingen können. Ausserdem dient das schleimige Secret der in den Ventrikeln und den falschen Stimmbändern angehäuften Drüsen dazu, die wahren Stimmbänder zu befeuchten und sie so geschmeidig und leicht schwingbar zu erhalten. Das Ansatzrohr: die Rachen-, Nasen- und Mundhöhle kann durch Muskelwirkung, insbesondere des Gaumensegels und der Zunge, in der ausgiebigsten Weise verändert und dadurch auch der Klang der Stimme ausserordentlich mannigfach verändert werden, sodass die Stimme bald hell, bald dumpf, bald schnarrend, bald näselnd erscheint. Dass auch auf Veränderungen der Configuration des Ansatzrohrs die Entstehung der verschiedenen Vocale zurückzuführen ist, werden wir gleich sehen (S. 392). Dagegen wird die Höhe des Tons durch das Ansatzrohr nicht beeinflusst.

Stimmregister. Bei der menschlichen Stimme führt die Klangfarbe, wie bei den Orgelpfeifen den Namen „Register“. Die menschliche Stimme hat zwei Register: die Bruststimme und die Kopf- oder Falsetstimme. Die Bruststimme zeichnet sich durch eine gewisse Kraft und Stärke, nach v. Helmholtz durch ihren Reichthum an Obertönen aus, während die Fistelstimme in der Regel nicht so reich an Obertönen ist. Bei der Bruststimme wird der ganze Brustkorb wie ein grosser Resonanzkasten intensiv erschüttert, und diese Erschütterungen sind für die aufgelegte Hand fühlbar (Fremitus pectoralis s. vocalis), daher die Bezeichnung „Bruststimme“. Bei der Fistelstimme erzittert der Thorax fast gar nicht. Während bei der Bruststimme die Stimmbänder in ihrer ganzen Breite schwingen, gerathen bei der Fistelstimme nach J. Müller und Lehfeldt nur die medialen feinen Ränder der Stimmbänder in Schwingungen; die lateralen Theile der Stimmbänder schwingen nach Oertel auch, aber im anderen Sinne als die medialen Ränder.

Was die Höhe und Tiefe der menschlichen Stimme anlangt, so erzeugt, wie schon angeführt, im Allgemeinen das Kind mit seinen kurzen Stimmbändern die höchsten Töne, die tiefsten der

Mann mit seinen grossen Stimmbändern; mittlere Töne kommen bei beiden erwachsenen Geschlechtern vor, die höheren bei dem weiblichen, dessen Stimmbänder kürzer sind. Die tiefste Stimmlage der Männer bezeichnet man als Bass, eine höhere als Baryton, die höchste als Tenor; die tieferen Stimmen des Weibes resp. des Knaben als Alt, die höheren als Sopran. Eine gute Singstimme umfasst etwa zwei Octaven (z. B. der Tenor von c bis c,,), doch kommen, besonders bei Kindern nach Paulsen, Stimmen vor, die 3 Octaven und darüber umfassen.

Modificirte und tönende Athembewegungen. Das Schluchzen besteht in kurzen, abgebrochenen, schnell auf einander folgenden Inspirationen, hauptsächlich durch energische Zwerchfellcontractionen bedingt und meist von einem ruckweisen Aufsteigen des Kehlkopfes begleitet; der schnell und kräftig eingesogene Luftstrom versetzt die Stimmbänder in tönende Schwingungen. Das Seufzen kommt durch eine gedehnte tiefe Inspiration bei fast verschlossener Stimmritze zu Stande, wobei der mühsam eindringende Luftstrom ein Geräusch in der Mundhöhle hervorbringt. Beim Gähnen athmet man durch den weitgeöffneten Mund (meist unter krampfhafter Contraction von Gesichtsmuskeln) bei weit geöffneter Stimmritze tief ein, verharrt eine Zeit lang in tiefster Inspiration, dann folgt eine kräftige und schnelle Exspiration, die in der Rachen- und Mundhöhle zu der bekannten Klangbildung führt. Das Lachen besteht in schnell auf einander folgenden kurzen stossweisen Exspirationen, welche bei schwachem Verschluss der Stimmritze den schallenden Ton erzeugen. Das Schnarchen kommt zu Stande, wenn der Exspirationsstrom das Gaumensegel in Schwingungen versetzt. Das Husten und Niesen wird zweckmässiger erst bei den Verrichtungen des verlängerten Marks besprochen.

Stimme der Thiere. Die Ursache der Stimme bei den Säugethieren ist im Wesentlichen dieselbe wie beim Menschen; auch hier wird der Ton durch die unteren Stimmbänder erzeugt. Da je grösser die Stimmbänder sind, der Ton um so tiefer, und je stärker sie angesprochen werden, um so lauter ist, so werden im Allgemeinen die grossen Säuger eine laute und tiefe (Brüllen des Rindes, Gebrüll des Löwen), die kleinen eine hohe und dünne Stimme haben (Quietschen der Mäuse).

Die oberen Stimmbänder mit den Morgagni'schen Ventrikeln fehlen den Wiederkäuern. Die Einhufer haben auch obere falsche Stimmbänder. Beim Pferde bildet die Schleimhaut unter dem Kehldeckel eine halbmondförmige Falte, unterhalb derselben findet sich eine kleine trichterförmige Höhle, unter dem Kehldeckel über der Falte eine zweite Höhle, welche beim Esel und Maulthier geräumiger ist, desgleichen hat das Schwein unter dem Kehldeckel einen grossen häutigen Sack. Diese Höhlen und Säcke haben die Bedeutung resonatorischer Apparate, sie verstärken die Stimme und beeinflussen ihre Klangfarbe. Bei den Affen finden sich grosse resonirende Apparate am Kehlkopf, so beim Schimpansen zwei mässig grosse seitliche Ausbuchtungen des Kehlkopfs, gleichsam vergrösserte Morgagni'sche Ventrikel, noch grössere beim Orang und beim Gorilla, bei welch' letzterem sie sich nach dem Halse und Brustkorb herab,

sogar bis in die Achselhöhle verzweigen können, die grössten endlich bei den Heulaffen der neuen Welt (Mycetes), deren hohles stark aufgetriebenes Zungenbein durch einen Sack mit dem Kehlkopf communicirt und die ausserdem noch an Stelle der Morgagni'schen Ventrikel zwei grosse seitliche Säcke besitzen. Auch die Thiere geben hohe Töne mit Fistelstimme, so z. B. Hunde beim Heulen und Piepen. Indess können von grossen Thieren auch mittels der Bruststimme durch starke Exspirationsstösse hohe Töne erzeugt werden; dieselben sind dann äusserst laut und durchdringend und werden meist unter Erhebung des Kopfes und Oeffnung des Maules hervorgebracht. Vermögen auch die Thiere im Allgemeinen nur wenige Töne hervorzubringen, so sind es doch sehr häufig Töne, deren Höhe sehr weit von einander absteht: das tiefe Grunzen und die hohen grellen Schreie des Schweines, das Schnurren und Miauen der Katzen. Am meisten entwickelt zeigt sich die Stimme beim Hund; die verschiedenartigsten Tonbildungen wie Bellen, Knurren, Wimmern, Heulen, Schreien können hier zu Stande kommen. Pferd und Esel können auch mittels des Inspirationsstromes die Stimmbänder in tönende Schwingungen versetzen; das Wiehern des Pferdes, das Schreien des Esels sind theils in-, theils exspiratorischer Natur. Die männlichen Thiere haben, entsprechend ihren längeren Stimmbändern, auch eine kräftigere und tiefere Stimme als die weiblichen Thiere. So wiehern die Hengste meist lauter als die Stuten. Bekanntlich steht die Stimme der Thiere, insbesondere der männlichen, zu ihren Geschlechtsfunctionen in Beziehung. Die Walfischarten (Cetaceen), deren Kehlkopf der Stimmbänder entbehrt, sind auch stimmlos.

Die unter allen Säugethieren nur dem Menschen zukommende **Sprache** setzt sich zusammen aus Tönen und Geräuschen, die der Exspirationsstrom im Ansatzrohr: Rachen- (Nasen-) und Mundhöhle hervorbringt, und die entweder für sich oder in Verbindung mit der Stimmgebung im Kehlkopf benutzt werden; im ersten Fall entsteht die Flüstersprache (Vox clandestina), im letzten Fall die gewöhnliche laute Sprache. Die Elemente, aus denen die Sprache sich aufbaut, nennt man die Laute und unterscheidet diese als Vocale und Consonanten. Während die Consonanten den Charakter von wahren Geräuschen haben, sind die Vocale nicht einfache Töne, sondern vielmehr Klänge (S. 386) d. h. neben dem vorherrschenden Ton, dem Grundton, klingen bei ihnen eine Reihe von Ober- und Partialtönen mit, deren Schwingungszahl ein Ganzes, ein Vielfaches von der Schwingungszahl des Grundtons ist.

Diese neben dem Grundton auftretenden Partialtöne kann man mittels der von v. Helmholtz angegebenen Resonatoren leichter auffassen. Es sind dies Hohlkugeln aus Glas oder Metall mit einer scharf abgeschnittenen und einer trichterförmigen Oeffnung, deren letztere man luftdicht in den Gehörgang steckt; ihrem Luftinhalt entspricht ein bestimmter Eigenton, der um so höher ist, je kleiner die Kugel, und um so tiefer, je grösser sie ist. Erklingt sein Eigenton in der Umgebung, so geräth der Resonator in Mitschwingung, und das Ohr vernimmt den angegebenen Ton durch Resonanz verstärkt, zuweilen schmetternd. Jeder andere Ton wird durch den Resonator gedämpft, weil seine

Luftmasse nicht mitschwingt. Mittels einer Reihe verschieden abgestimmter Resonatoren ist man so im Stande herauszufinden, welche Partialtöne neben dem Grundton in einem gewissen Klang enthalten sind. v. Helmholtz hat nun gefunden, dass die charakteristische Klangfarbe der verschiedenen musikalischen Instrumente und der menschlichen Stimme bedingt ist durch die wechselnde Zahl und Stärke der Obertöne, die neben dem Grundtone mitklingen. Dass die Vocale zusammengesetzte Töne, Klänge vorstellen, hat v. Helmholtz auf synthetischem Wege bewiesen. Wird eine Stimmgabel, die (zur Verhinderung der Leitung ihres Schalls auf feste Körper) von der Unterlage durch Kautschukstreifen isolirt ist, zum Schwingen gebracht, so hört man ihren Ton kaum; stellt man sie vor einen entsprechenden Resonator, so resonirt allein der Grundton. Werden nun eine Reihe von Stimmgabeln, deren Schwingungszahlen im Verhältniss von 1 : 2 : 3 : 4 : 5 u. s. w. stehen, die also auf eine zusammenhängende Reihe von Obertönen abgestimmt sind, gleichzeitig mit Hülfe eines Electromagneten in Schwingungen versetzt, so kann man dadurch, dass man verschiedene Resonatoren abwechselnd mitschwingen lässt oder nicht, nach Willkür die Vocalklänge **U**, **O**, **A** etc. aus einfachen Tönen erzeugen. Es zeigt sich so, dass die dumpfen Vocale **U** und **O** nicht so reich an Obertönen sind, als die helleren Vocale **A**, **E** und **I**.

Der Luftraum der Rachen- und Mundhöhle hat einen bestimmten, seiner Form entsprechenden Eigenton, und da dieser Luftraum willkürlich je nach der beabsichtigten Klangbildung in sehr verschiedene Form gebracht werden kann, so wird damit auch der Eigenton der Mund- und Rachenhöhle verändert. Ist unter den durch den Exspirationsstrom hervorgerufenen Obertönen der lauten Stimme der Eigenton der Mundhöhle vertreten, so tönt dieser mit, verstärkt also den entsprechenden Oberton; bei einer anderen Form und dadurch bedingtem anderen Eigenton der Mundhöhle wird der letzterem entsprechende Oberton verstärkt, also der Klang ein anderer sein als im ersten Fall, und damit ist es verständlich, dass der Veränderlichkeit des Ansatzrohres auch die Möglichkeit einer reichhaltigen Klangbildung entspricht.

Die Gestalt der Mundhöhle gleicht beim **U** einer rundlichen Flasche ohne Hals mit mässig weiter Eingangsöffnung von der Rachenhöhle her und mit enger rundlicher Ausgangsöffnung zwischen den nach vorwärts bewegten Lippen. Die Grösse und Geräumigkeit des Ansatzrohres, zu deren Herstellung auch der Kehlkopf stark herabgezogen wird, ist wesentlich für die Entstehung des tiefen Eigentons (der nach v. Helmholtz dem f entspricht); er wird um so tiefer, je mehr die Lippenöffnung verkleinert wird. Erweitert sich die Lippenöffnung ein wenig, so entsteht der Vocal **O**. Oeffnet man den Mund mehr und mehr, so verschwindet auch sehr bald das **O** und geht in **A** über. Nun kann die Mundhöhle beliebig weit geöffnet werden, ohne dass der **A**-Klang verschwindet. Zugleich rückt bei der Bildung des **A** der Kehlkopf ein wenig höher, die Zunge liegt platt auf dem Boden der Mundhöhle. Demnach gleicht das Ansatzrohr beim **A** einem vorn offenen Trichter.

Bei der Bildung von **E** und **I** entsteht ein grosser Raum über dem Kehlkopf, der sog. Kehlraum und zwar zwischen den hinteren Partien der nach

vorn und an den Gaumen erhobenen Zunge und der hinteren Rachenwand. Bei der Bildung des **I** ist dieser Raum, indem der hintere Theil der Zunge nach vorn rückt, noch grösser als bei der Bildung von **E**. An diesen Kehlraum, der jetzt den Bauch der Flasche bildet, schliesst sich nach vorn der Binnenraum der Mundhöhle an, der, weil die Zunge dem harten Gaumen ihrer ganzen Länge nach genähert ist, einen mehr oder weniger schmalen Längsspalt, gewissermaassen den Hals der Flasche bildet, deren Bauch der Kehlraum vorstellt. Ist letzterer beim **I** am geräumigsten, so ist umgekehrt der Hals der Flasche beim **I** am engsten, indem einmal der Körper der Zunge sich nahe an den harten Gaumen erhebt, sodann die Zungenränder sich gleichfalls von hinten her an die inneren Ränder der Oberzähne anlegen. Für die Vocalbildung muss die Nasenhöhle von der Rachenhöhle abgesperrt sein; es geschieht dies durch Contraction der Gaumenbögen und Erhebung des Gaumensegels, ganz wie dies beim Schlingakt der Fall ist (S. 131). So kann nur die Mundhöhle von dem Exspirationsstrom angeblasen werden. Findet infolge von Defecten des weichen resp. harten Gaumens oder Lähmung der Gaumenmusculatur (am häufigsten nach Rachendiphtherie) ein höchst mangelhafter oder überhaupt gar kein Abschluss der Nasen- von der Mundhöhle statt, sodass auch die Luft der Nasenhöhle in starke Schwingungen versetzt wird, so wird die Stimme und Sprache näselnd. Beim **I** ist das Gaumensegel so erhoben, dass es die Nase luftdicht abschliesst, beim **A** dagegen ist dieser Verschluss nur ein loser, sodass stets etwas Luft durch die Nase entweicht, aber gegenüber der durch den weit offenen Mund ausströmenden Luftmenge nur so wenig, dass die Luft in der Nasenhöhle nicht in genügende Resonanz versetzt wird, daher ungeachtet des ungenügenden Abschlusses der Rachen- von der Nasenhöhle das **A** noch keinen nasalen Beiklang hat.

Ein Diphthong (**Ae**, **Ai**, **Ei**, **Au**, **Eu**) entsteht nach Brücke dann, wenn man aus der Stellung für einen Vocal in die für einen anderen übergeht, während dieser Bewegung die Stimme lauten lässt und den ersten der beiden Vocalbestandtheile meist stärker betont, accentuirt.

Bei der Flüstersprache werden die Reibungsgeräusche der Flüsterstimme, welche durch die an den mässig von einander entfernten Stimmbändern vorbeistreichende Luft erzeugt werden, durch den der jeweiligen Gestaltung des Ansatzrohres entsprechenden Eigenton desselben verstärkt, und so entstehen hier die Vocale, gleichwie bei der lauten Sprache, nur ohne Stimmgebung.

Consonanten. Während es für die Bildung der Vocale charakteristisch ist, dass das nirgends gesperrte Ansatzrohr als Resonanzraum wirkt und dadurch den Klang der Stimme oder das Geräusch der Flüsterstimme modificirt, ist zur Bildung der Consonanten eine Articulationsstelle erforderlich, d. h. ein Ort im Ansatzrohr vom Kehlkopf bis zu den Lippen, an dem eine Enge gebildet wird, die zu einem selbständigen Geräusch Anlass giebt: Reibungslaute, oder irgendwo im Ansatzrohr wird, wiederum unter Bildung charakteristischer Geräusche, ein Verschluss oder eine Enge hergestellt und durch den Exspirationsstoss ge-

sprengt: **Verschlusslaute** oder **Explosivae**. Das Ansatzrohr wirkt also hier **Schall bildend**, während es bei den Vocalklängen nur den Schall modificirt. Ausser diesen Reibungs- und Verschlusslauten gibt es noch **Zitterlaute**, die R-Laute, welche dadurch entstehen, dass im Ansatzrohr ein leicht beweglicher Körper (Gaumensegel; Zungenspitze; Lippen) durch den Exspirationsstrom nach Art einer membranösen Zunge in Schwingungen versetzt wird, und endlich die **Resonanten** oder die sog. **Halbvocale** (M, N, Ng), die dadurch entstehen, dass bei Verschluss einer Articulationsstelle und bei schlaffem Gaumensegel der tönende Luftstrom durch die Nase entweicht und die in der Nase eingeschlossene Luft in stärkere oder schwächere Resonanz versetzt. Solcher Articulationsstellen gibt es im Wesentlichen drei: die Zungenwurzel mit dem weichen Gaumen, die Zungenspitze mit den Schneidezähnen und dem Alveolarfortsatz des Gaumens, endlich die Unterlippe mit der Oberlippe und den Schneidezähnen. Je nachdem gleichzeitig Stimme gegeben wird oder nicht, sind die Consonanten, die hierbei entstehen, verschieden. F. H. du **Bois-Reymond** (1812) und **Brücke** (1849) haben danach die Consonanten folgendermaassen übersichtlich gruppirt:

Articulations-stellen		Verschluss-laute	Reibungsgeräusche mit mittlerem Ausfluss	Reibungsgeräusche mit seitlichem Ausfluss	Zitter-laute	Resonanten
I. Oberlippe mit Unterlippe und Schneidezähnen	ohne Stimme	P	F (V)	—	—	—
	mit Stimme	B	W	—	Lippen-R[1]	M
II. Zungenspitze mit Schneidezähnen Alveolarfortsatz	ohne Stimme	T	(scharfes) S	—	—	—
	mit Stimme	D	(weiches) S	L	Zungen-R	N
III. Zungenwurzel mit Gaumen	ohne Stimme	K	Ch	—	—	—
	mit Stimme	G	J	—	Uvular-R	Ng

[1] wie beim „Burr" der Kutscher.

Bei dem als „Reibungsgeräusch mit seitlichem Ausfluss" aufgeführten Consonanten L entweicht der tönende Luftstrom durch zwei seitliche kleine Lücken in der Gegend der ersten Backzähne des Oberkiefers, welche Lücken der sich an den Alveolarfortsatz des Oberkiefers anlegende Zungenrand übrig lässt.

Das H ist ein Reibungslaut des Kehlkopfs; es entsteht,

wenn die Luft genügend schnell durch die verengte Stimmritze entweicht.

Der hauptsächlichste Sprechnerv ist der N. hypoglossus.

Wie es zur geordneten Muskelbewegung des Muskelgefühls event. des Gesichtssinnes d. h. der Controle der In- und Extensität der Bewegungen durch das Gesicht bedarf (ein Moment, auf das wir noch später zurückkommen werden), so bedarf es zur Bildung reiner Laute des Gehörs. Taubgeborenen wird es ausserordentlich schwer, die Laute aussprechen zu lernen. Bei Taubstummen fehlt zunächst das Gehör; ihre Stummheit ist erst die Folge ihrer Taubheit. Lernen sie auch mit vieler Mühe die zur Articulation erforderlichen Bewegungen des Ansatzrohres ausführen, so bleibt doch ihre Sprache unangenehm heulend, weil sie des Gehörs als Regulator für die Articulation entbehren.

3. Physiologie des Nervensystems.

Den Thieren (die niedersten Thierklassen: die Protozoën und Coelenteraten ausgenommen) geradezu eigenthümlich ist das Nervensystem, von dem die Vorgänge der Bewegung, der Empfindung und endlich die intellectuellen, psychischen Thätigkeiten vermittelt werden. Nur die Thiere besitzen das Vermögen der Empfindung und Bewegung und zwar, genauer gesagt, da gewisse Formen der Bewegung auch den Pflanzen zukommen (S. 316), die Fähigkeit der Ortsbewegung. Während die Pflanze, wenn auch in ihren Zellen Protoplasmabewegung und Saftströmung stattfindet, doch an die Scholle, auf der sie sich entwickelt, gebunden ist, vermögen die Thiere ihre Lage im Raum zu verändern und zwar nach Belieben durch etwas, dessen Wesen uns unbekannt ist und das wir „Willen“ nennen. Als „Empfindung“ bezeichnet man das Bewusstwerden von Veränderungen der Aussenwelt resp. des eigenen Körpers. Das Vermögen der willkürlichen Bewegung und der Empfindung ist das hauptsächlichste Charakteristikum für die Thierwelt. Abgesehen hiervon ist das Nervensystem dasjenige Band, das alle übrigen Vorgänge im Thierkörper, die Ernährung, den Stoffwechsel, die Drüsensecretion etc. mit einander verknüpft, ihrer In- und Extensität nach regulirt, und wie es so die Erhaltung des Individuums bedingt, zugleich auch die Fortpflanzung der Individuen, den Fortbestand der Art vermittelt und sichert. Kurz, das Nervensystem ist derjenige Apparat, der die harmonische Verknüpfung der einzelnen Verrichtungen zu einem Ganzen herstellt und regelt.

So complicirt sich auch das Nervensystem im Einzelnen darstellt, so sind es doch — wenn man von der bindegewebigen Stützsubstanz, von den Blut- und Lymphgefässen absieht — im Wesentlichen nur zwei nervöse Formelemente, welche das Ganze zusammensetzen: die Nervenfasern und die Nervenzellen oder Ganglien. Während in den sog. nervösen Centralorganen:

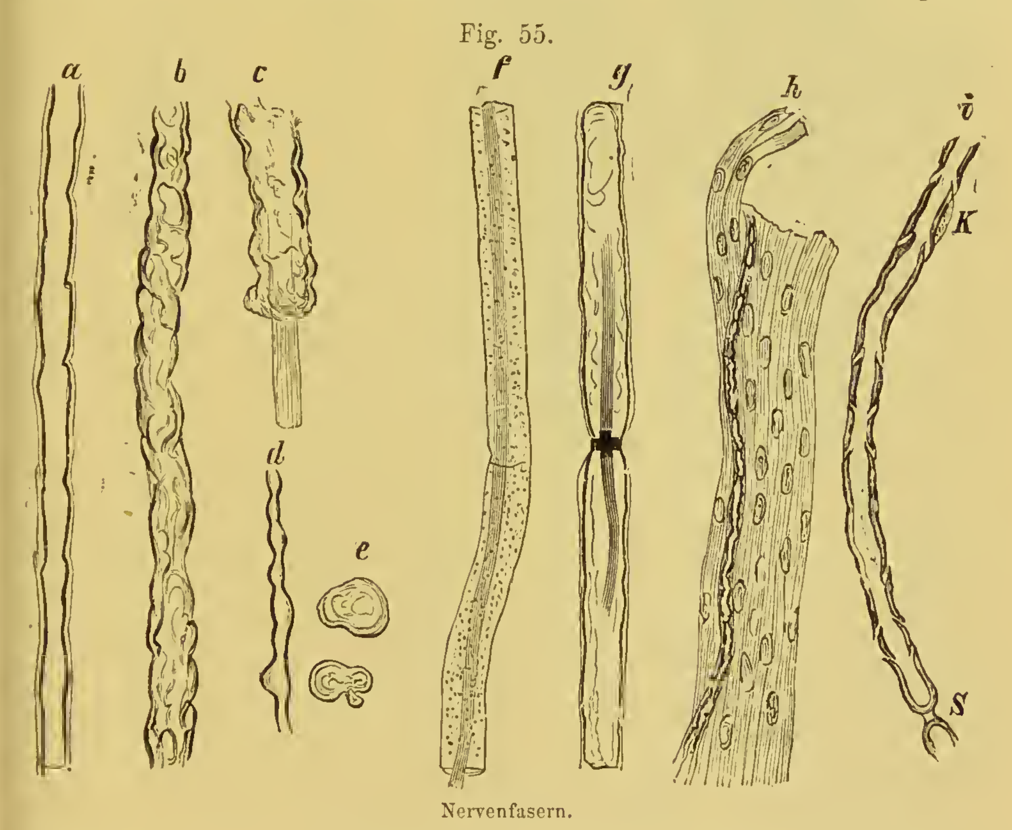
Rückenmark und Gehirn, sowie im Sympathicus sich beide neben einander finden, besteht der übrige Theil des Nervenapparates, das sog. periphere Nervensystem meist nur aus Nervenfasern.

Allgemeine Nervenphysiologie.

Die Nervenfasern, die in einzelnen sich vielfach verästelnden Strängen den ganzen Körper durchsetzen und das sog. periphere Nervensystem darstellen, bilden die Leitungsbahnen von und nach den, bei den höheren Thieren als Rückenmark und Gehirn bezeichneten Centralorganen.

Feinerer Bau der Nervenfasern. Ein jeder Nerv besteht aus Bündeln feiner Fasern, der Nervenprimitivfasern, welche der Länge nach, nicht straff ausgespannt, sondern in lockeren Spiralen wellenförmig neben einander angeordnet sind. Man findet diese wellige Anordnung, auch „Fontana'sche Bänderung" genannt, besonders an Gegenden, wo eine grosse Beweglichkeit ermöglicht ist, sodass auch die Nervenstämme sich um ein erhebliches Stück müssen verlängern können, wenn anders sie nicht durch den Zug oder

Fig. 55.



Nervenfasern.

die Spannung bei den Bewegungen gezerrt werden sollen. Frisch am lebenden Thiere (Zunge des Frosches, Schwanz der Froschlarve) untersucht, erscheinen die Fasern als glashelle durchscheinende Fäden, an denen ausser einem einfachen Contour nichts zu unterscheiden ist. Sehr schnell aber ändert sich das Bild, die Faser wird weniger durchsichtig und bekommt einen doppelten Con-

tour (Fig. 55, a); man spricht dann von der „doppeltcontourirten Nervenfaser“. Man unterscheidet jetzt die äussere Hülle, die Schwann'sche Scheide oder das Neurilemma von dem darin gelegenen Nerveninhalt, dem Nervenmark. Weiterhin tritt an letzterem eine Art von Gerinnung ein (b), und nun differenzirt sich ein ganz central gelegenes dunkles Band, Purkinje's (1837) Axencylinder (c, f); zwischen diesem und dem Neurilemm liegt die Markscheide, welche den Axencylinder umgibt, leicht ein krümliges Aussehen annimmt und an den Schnittenden der Fasern in grossen Tropfen, Myelinkugeln (e) hervorquillt; Myelin ist nach Gad und Heymans (in Wasser quellendes) Lecithin (S. 298). Der starken Lichtreflexion seitens der myelinhaltigen Markscheide verdanken die Nerven ihr glänzend weisses Aussehen. Unterwirft man Nervenfasern der Verdauung und entfernt aus dem Ungelösten das Myelin durch kochenden Alcohol und Aether, so bleibt noch ein eigenthümlich knorriges, stark lichtbrechendes Gerüst in dem früher von der Markscheide ausgefüllten Raum übrig, das aus Hornsubstanz (S. 250) besteht und deshalb als „Horngerüst der Markscheide“ bezeichnet werden kann (das Neurokeratin von Kühne und A. Ewald). Es gibt auch Nervenfasern, die nur aus myelinfreier Markscheide und Axencylinder bestehen (h) und die mangels des Myelins grau aussehen; man bezeichnet sie deshalb als graue oder, weil sie zumeist im Sympathicus vorkommen, als sympathische Fasern (auch nach ihrem Entdecker als Remak'sche [1836] Fasern); die Markscheide trägt zahlreiche längliche Kerne.

Am frischen Nerven soll der Inhalt deshalb als homogen erscheinen, weil Markscheide und Axencylinder dasselbe Brechungsvermögen besitzen; sobald das Nervenmark beim Absterben gerinnt, tritt der Axencylinder deutlich hervor.

Behandlung mit Collodium, Chloroform, Osmiumsäure, Carmin u. a. macht den Axencylinder gut sichtbar, ebenso Behandlung mit sog. $1/_3$ Alcohol (1 Vol. 96proc. Alcohol, 2 Vol. Wasser); man beobachtet dann auch von Strecke zu Strecke Einschnürungen, an denen das Mark vollständig fehlt (i bei S). Behandelt man Nerven mit 0,2proc. Höllensteinlösung, so bilden sich an Stelle der Einschnürungen dunkelbraune Kreuze (wie bei g) „die Ranvier'schen Kreuze“. Da zwischen je zwei Kreuzen in der Regel ein Kern sichtbar wird, so betrachtet man diese Einschnürungen als die Grenzen der embryonalen Zellterritorien, aus denen sich der Nerv gebildet hat. Das Mark selbst scheint aus cylindro-konischen, dachziegelförmig einander deckenden Segmenten zusammengesetzt zu sein (die Schmidt-Lantermann'schen Einkerbungen, i).

In den peripheren wie in den centralen Endigungen verliert die Nervenfaser ihre Markscheide und besteht nur aus Neurilemm und Axencylinder, im Rückenmark und im Gehirn kommen endlich selbst nackte Axencylinder, meist in varicöser Form (d), vor. Alles dies macht die Präexistenz des Axencylinders wahrscheinlich.

Die einzelnen Primitivfasern werden durch ein kerntragendes bindegewebiges Gerüst, das Perineurium, zusammengehalten.

Jede einzelne Primitivfaser verläuft unverzweigt von ihrem Austritt aus dem Centralorgan bis zum Muskel. Eine Verästlung entsteht nur dadurch, dass von vielen in einem Nervenstamm parallel neben einander liegenden, nicht anastomosirenden Primitiv-

fasern ein Bündel sich ablöst und seitwärts abtritt. Dieses Abtreten von Fasern aus dem Nervenbündel kann sich häufiger wiederholen, bis die letzten Aestchen nur aus einer einzigen Primitivfaser bestehen. Wo die sog. Plexusbildung stattfindet, erfolgt ein vielseitiger Austausch der Fasern mehrerer Nerven; es können somit die aus einem Plexus heraustretenden Nerven Faserbündel aus verschiedenen eintretenden Nerven besitzen. Kurz vor ihrem Eintritt in die Muskelfaser verliert die Nervenfaser die Markscheide, das Neurilemm setzt sich ohne Unterbrechung in das Sarcolemm (S. 321) fort und bildet hier eine hügelartige Erhebung (Fig. 57), den Doyère'schen Nervenhügel, sodass der Axencylinder allein in die Muskelsubstanz eintritt, um hier nach Kühne's Beobachtungen entweder, wie bei den Amphibien (Fig. 56, die Querstreifung ist

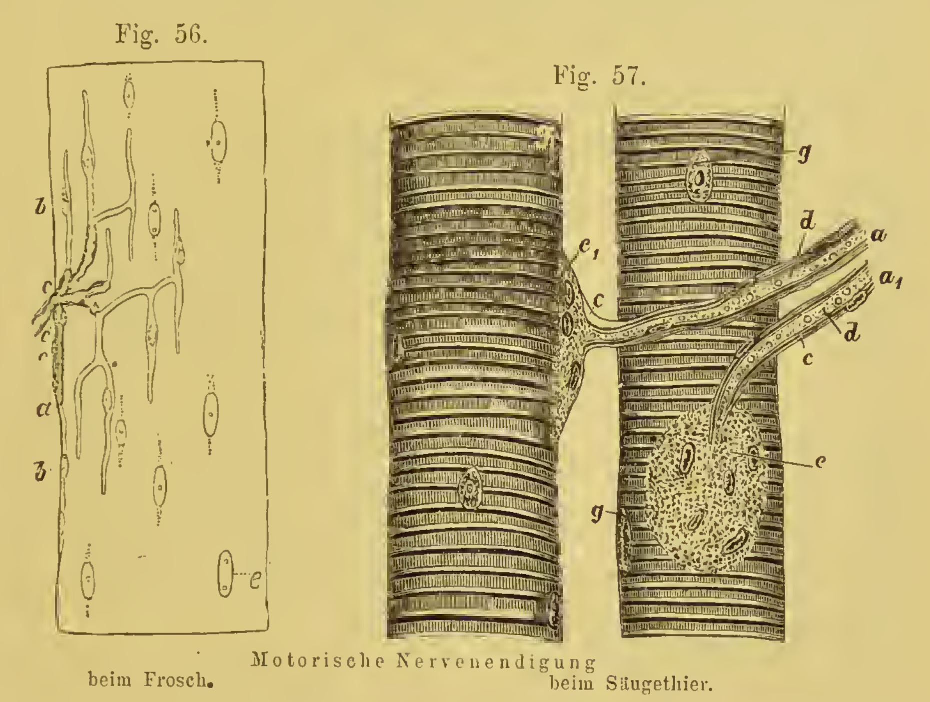


Fig. 56. Fig. 57.

Motorische Nervenendigung beim Frosch. beim Säugethier.

der Deutlichkeit wegen fortgelassen), nach zahlreicher Theilung und Verästlung knopfförmig zu enden (die Nervenendknospen b) oder, wie bei den Säugethieren, Vögeln, Reptilien, Insecten, Würmern (Fig. 57), in eine gelappte Platte e und e_1 (Nervenendplatte) sich auszubreiten, welche in eine mit vielen Kernen versehene, innerhalb des gemeinschaftlichen Neuri-Sarcolemms auf der Muskelsubstanz aufliegende Protoplasmamasse eingebettet ist. (In Fig. 57 bedeutet a und a_1 je eine Nervenfaser, c deren Neurilemm und d deren Nervenmark, g die Muskelkerne.) Zu jeder Muskelfaser geht mindestens ein Nervenendfäserchen, häufig sind es ihrer zwei. Bei ihren Verzweigungen im Muskel theilen sich die einzelnen Primitivfasern noch oft dichotomisch. In den meisten Muskeln kommt nach Tergast auf 40—80 Muskelfasern nur eine Faser des Nervenstammes, nur in den Augenmuskeln des Menschen

kommen etwa auf 7 Muskelfasern 3 Fasern des zugehörigen Nervenstammes; höchst wahrscheinlich hängt auch damit die Fähigkeit, mit den Augenmuskeln so ausserordentlich feine Bewegungen auszuführen, zusammen.

Chemie der Nerven. Die Nervensubstanz enthält rund 66 pCt. Wasser, also 34 pCt. feste Stoffe, darunter elastische Substanz, herrührend vom Neurilemm, reichlich eiweissartige Stoffe, aus denen nach microchemischen Reactionen der Axencylinder fast ausschliesslich zu bestehen scheint. Die Markscheide enthält hauptsächlich Cholesterin und Protagon (S. 297) bezw. die Spaltungsproducte des Protagon: Cerebrin und Lecithin, ferner Neurokeratin (S. 398). Leimgebende Substanz und Fett gehören dem Perineurium und dem Fettgewebe zwischen den Fasern an. Nach Chevallier besteht über $^1/_3$ vom festen Rückstand aus Eiweissstoffen, mehr als $^2/_5$ aus Protagon und $^1/_8$ aus Cholesterin. Anorganische Salze (phosphorsaure Alkalien und Erden, Chlornatrium) finden sich nur zu 0,2 pCt. Die Reaction der Nervenfasern ist neutral oder schwach alkalisch.

Innervation. Schon beim Muskel ward erwähnt (S. 326), dass derselbe ausser durch die sog. allgemeinen Reize mechanischer, chemischer, thermischer, elektrischer Art auch noch durch einen Reiz in Thätigkeit versetzt wird, der ihm durch den zugehörigen Nerven zugeleitet wird. Es ist dieser Reiz zugleich derjenige, durch welchen in der Regel im lebenden Körper die Muskeln in Contraction gerathen. Den Vorgang, der das Nervenrohr entlang läuft und im Muskel die Zuckung auslöst, bezeichnet man, um ihn von anderen Reizen zu unterscheiden, mit dem Namen des Nervenprincips oder der Innervation. Beim Nerven manifestirt sich weder in Form noch im Aussehen ein Unterschied zwischen Ruhe und Thätigkeit; man erkennt die Thätigkeit nur aus dem Verhalten der Endapparate „Erfolgsorgane", der Muskeln, zu denen die betreffenden Nerven treten und die gewissermassen das Reagens auf deren Thätigkeit abgeben.

Aus denselben Gründen wie beim Muskel (S. 323), insbesondere wegen der grösseren Unabhängigkeit von der Blutdurchströmung und des längeren „Ueberlebens" bedient man sich, auch für das Studium der Leistungen der Nerven, des Frosches als Versuchsthier, und zwar entweder des Unterschenkels in Verbindung mit dem N. ischiadicus in dessen ganzer Länge (Schenkelpräparat) oder des M. gastrocnemius in Verbindung mit dem Ischiadicus (Nervmuskelpräparat).

Reizarten. Ein jeder mechanische Angriff, gleichviel ob man den Nerven kneipt, zerrt, sticht, schneidet, löst eine Zuckung aus. Mannigfaltig sind die chemischen Reize, welche auf den Nerven wirken. Jeder Eingriff, durch den dem Nerven Wasser entzogen wird, also Austrocknen an der Luft, Einschlagen in Fliesspapier, Auftupfen von conc. Neutral- und Alkalisalzen, von conc. Glycerin ruft Zuckung hervor. Ferner reizen von organischen Stoffen: Alcohol, Aether, Schwefelkohlenstoff, Phenol u. A.; wir

kommen bei der Irritabilitätsfrage (S. 414) darauf zurück. Indifferent erweisen sich nur 0,6—1 proc. NaCl-Lösung und reines (säurefreies) Olivenöl. Zum Studium der thermischen Reize leitet man den Nerven durch einen kleinen, mit Olivenöl gefüllten Trog und bringt das Oel nach und nach auf die gewünschte Temperatur. Nach Eckhard wirken nur sehr niedrige Temperaturen, unter —5° C., und sehr hohe, über 45° C., auf den Nerven erregend.

Schickt man einen constanten Strom durch den Nerven, so sieht man meist nur bei Schliessung und Oeffnung des Stromes eine Zuckung auftreten (S. 410); während der ganzen übrigen Zeit bleibt der Muskel in der Regel in Ruhe. Durch einzelne Inductionsschläge wird der Nerv ebenso wie der Muskel erregt. Man macht von diesem Reiz für die Untersuchung ausgedehnten Gebrauch, ist er doch derjenige, der sich seiner Stärke nach am leichtesten beherrschen lässt (S. 328), und zugleich derjenige, der am wenigsten die Fähigkeit des Nerven, durch Reize thätig zu werden d. h. seine Erregbarkeit beeinträchtigt. Was den Einfluss der Richtung, in welcher der electrische Strom den Nerven durchfliesst, auf die Erregung betrifft, so darf als gesichert gelten, dass der Strom am wirksamsten ist, wenn er den Nerv parallel zu dessen Längsaxe durchsetzt. Ist er dagegen senkrecht auf die Längsaxe des Nerven gerichtet, so ist er unfähig, eine Erregung herbeizuführen.

Wird der Nerv irgendwo in seinem Verlauf gequetscht, so zuckt der Muskel, ebenso wenn der Nerv mit einem Faden zugeschnürt oder durchschnitten wird oder endlich, wenn der Nerv mit einem glühenden Draht berührt resp. angebrannt wird. In allen diesen Fällen wird aber der Nerv an den Stellen, wo der Reiz eingewirkt hat, verändert; er verliert, wie man sagt, an diesen Stellen seine Erregbarkeit. Man kann von den betreffenden Stellen aus dann keine Zuckung mehr erhalten, wohl aber, wenn der Reiz eine tiefere Stelle des Nerven, mehr nach dem Muskel zu angreift. Am schonendsten erweist sich, gleichwie beim Muskel, so auch beim Nerven der electrische Reiz, daher man diesen für das Studium bevorzugt.

Gesetz der Continuität der Leitung. Legt man irgend wo im Verlauf des Nerven ein Unterband an und prüft mit dem Zinkkupferbogen, der die einfachste Form electrischer Reizung liefert, so erhält man von keiner Stelle oberhalb des Unterbandes aus eine Zuckung, vielmehr muss man mit dem Reiz bis unterhalb des Unterbandes hinuntergehen, um wieder eine Zuckung zu erhalten. Von da aus bis zum Muskel tritt bei jeder Berührung des Nerven Zuckung ein. Daraus ist zu schliessen, dass der Nerv, wenn nur eine beschränkte Stelle seines Verlaufes gereizt wird, nicht sofort in seiner ganzen Ausdehnung bis zum Muskel hin in Erregung geräth, sondern die Reizung wirkt zunächst nur auf die Applicationsstelle, und die Erregung pflanzt sich von hier aus den

Nerven entlang bis zum Muskel fort; in diesem Sinne spricht man von einer „Erregungswelle“, welche den Nerven entlang läuft. Ist daher irgend wo die Continuität des Faserverlaufes unterbrochen, ist der Nerv durchschnitten, unterbunden oder auch nur in seinem normalen Verhalten geschädigt, so ist die Durchgängigkeit der Erregung durch diese Stelle von allen oberhalb angebrachten Reizungen aus unmöglich. Dagegen kann er unterhalb jener veränderten Stelle, also näher dem Muskel durch jeden Reiz, ganz wie normal, in Thätigkeit versetzt werden. Soll also ein Nerv durch seine Reizung eine Muskelzuckung auslösen, so muss er sich auf der ganzen Strecke von der Applicationsstelle des Reizes bis zu seinem Eintritt in den Muskel im unversehrten Zustand befinden.

Gesetz der isolirten Leitung der Erregung. Als Hauptgesetz gilt, dass die Primitivfasern, obschon sie innerhalb des Perineurium dicht an einander liegen, physiologisch von einander vollständig isolirt sind, sodass, wenn irgend eine Primitivfaser gereizt wird, die Erregung ausschliesslich auf diese eine Faser beschränkt bleibt, ohne sich auf die daneben gelegenen Fasern zu verbreiten. Diese wichtige Thatsache hat für alle peripheren Nerven ganz allgemeine Gültigkeit. Der N. ischiadicus des Frosches theilt sich etwa in der Mitte des Oberschenkels in zwei Zweige, den N. tibialis und N. peroneus. Reizt man nur den letzteren mechanisch oder chemisch, so zucken nur die von diesem versehenen Muskeln, nicht aber der vom N. tibialis versorgte M. gastrocnemius. Ebenso zucken auf Reizung eines oder des anderen der drei Rückenmarksnerven, aus denen sich der Ischiadicus beim Frosch zusammensetzt, immer nur diejenigen Muskeln, die von dem betreffenden Nerven versorgt werden.

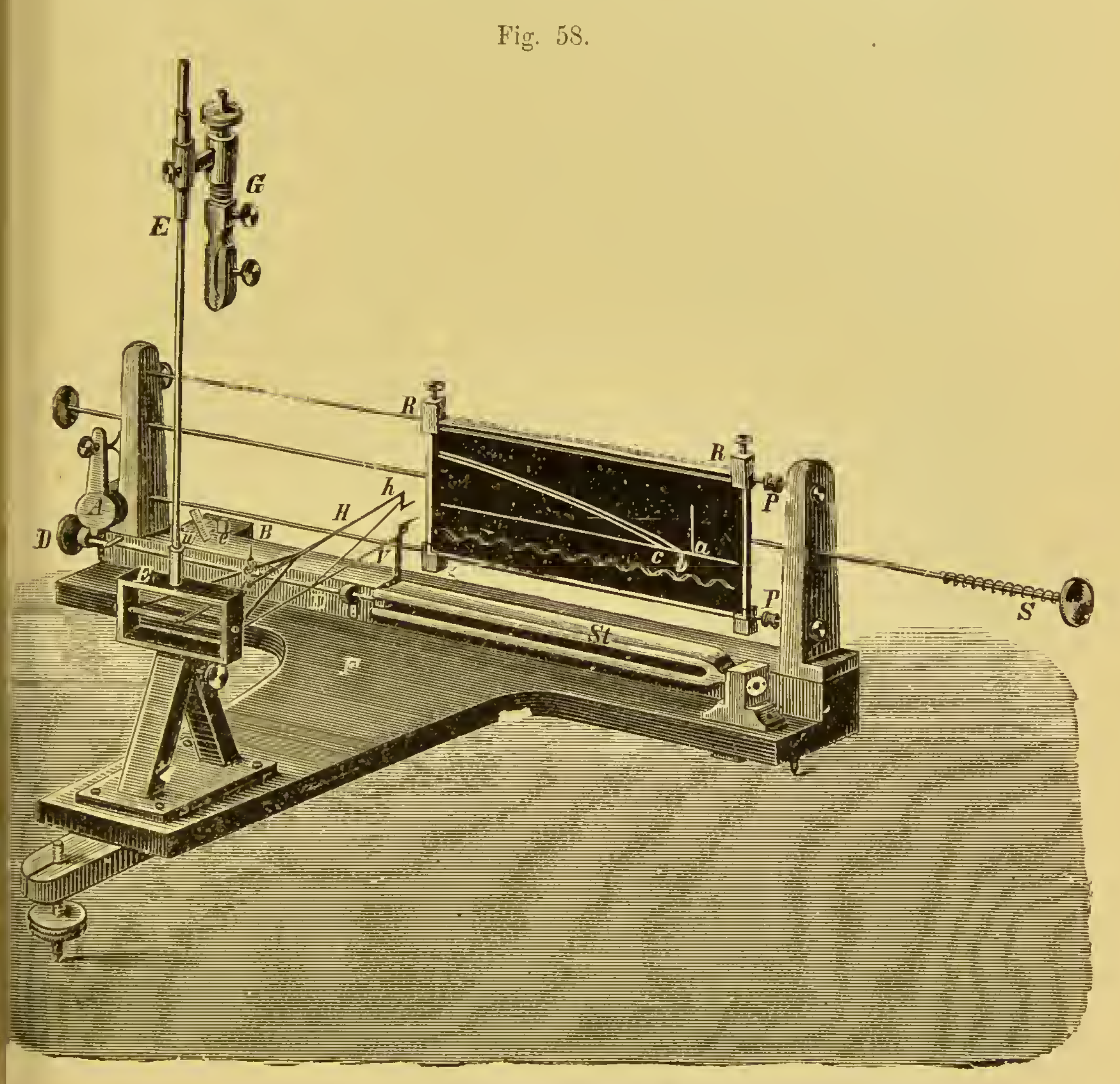
Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Nervenerregung. Die Erregung des Nerven pflanzt sich von der direct gereizten Stelle den Nerven entlang mit einer verhältnissmässig nur geringen Geschwindigkeit fort. Die Methoden, mittels deren zuerst v. Helmholtz (1850) die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Nervenprincips gemessen hat, sind dieselben, die schon bei der Frage nach dem zeitlichen Verlauf der Muskelzusammenziehung erwähnt worden sind (S. 331).

Führt man bei der Methode der electrischen Zeitmessung nach Pouillet (S. 332, Fig. 40) die Electroden der secundären Spirale, statt direct zum Muskel, zu dem mit ihm in Verbindung gelassenen, möglichst hoch hinauf präparirten N. ischiadicus und schaltet dazwischen noch eine Pohl'sche Wippe ein, sodass man durch Umlegen der Wippe bald eine unmittelbar am Muskel gelegene, bald eine davon möglichst weit entfernte Nervenstelle durch einen Oeffnungsinductionsschlag reizen kann und beide Mal den Muskel zur Zuckung bringt, so erhält man zwei verschiedene Zeiten der latenten Reizung, d. h. zwei verschiedene, zwischen dem Momente der Erregung und dem Beginne der Muskelverkürzung verfliessende Zeiträume, durch die Ablenkung der Nadel des Galvanometers gemessen. Die Differenz beider so bestimmten Werthe gibt

die Zeit an, welche die Erregung gebraucht hat, um die Strecke zwischen den beiden gereizten Nervenstellen, das eine Mal nahe dem Rückenmark, das andere Mal nahe dem Muskel, zurückzulegen. Da man die Länge jener Nervenstrecke genau messen kann, so lässt sich daraus die Geschwindigkeit d. h. in 1 Secunde zurückgelegte Weggrösse berechnen.

Zur Prüfung der so gewonnenen Resultate hat v. Helmholtz auch die graphische Methode (S. 331) angewendet. Der Nerv wird hier ebenfalls zweimal hinter einander gereizt, und zwar einmal sehr nahe dem Muskel und dann möglichst weit davon entfernt. Beide Mal verzeichnet der Muskel seine Zuckungscurve (Fig. 39, S. 331) auf dem rotirenden Cylinder des Myographion.

Fig. 58.



Federmyographion von E. du Bois-Reymond.

Diese Curven sind bei gleicher Stärke des Inductionsschlages congruent, nur sind beide in horizontaler Richtung gegen einander verschoben (vergl. die Curven auf der Zeichenplatte RR der Fig. 58), auch wenn im Momente der Reizung des Nerven der Zeichenstift sich genau auf demselben Punkte a der Zeichenplatte befunden hat. Für die dem Muskel nahe Nervenstelle entspricht

a b dem Stadium der latenten Reizung, für die möglichst weit entfernte Nervenstelle a c; es misst also b c, der lineare Abstand zwischen den Anfängen beider Curven, die Zeit, die verflossen ist, während sich die Erregung von der entfernteren Nervenstelle zu der dem Muskel nahen fortgepflanzt hat. Ist die Geschwindigkeit des vorbeibewegten Cylinders oder der Schreibplatte bekannt, so lässt sich die absolute Zeit, die dem linearen Abstand beider Curvenanfänge entspricht, leicht bestimmen, und daraus ergibt sich, wenn man die Entfernung zwischen beiden gereizten Nervenstellen misst, die Geschwindigkeit des Nervenprincips.

Für den Froschnerv hat v. Helmholtz die Fortpflanzungsgeschwindigkeit zu 26—27 Mtr. in der Sec. berechnet. Durch Erniedrigung der Temperatur wird die Fortpflanzungsgeschwindigkeit herabgesetzt, durch Steigerung der Temperatur beschleunigt, daher sie auch beim Warmblüter (motorischer Nerv des Menschen) höher, bis zu 40 Mtr. in der Sec., gefunden worden ist. Hinwiederum ist sie bei manchen Poikilothermen noch kleiner als beim Frosch, so beim Hummer nach Fredericq nur 6 Mtr.

Statt des ursprünglichen v. Helmholtz'schen Cylindermyographion bedient man sich vortheilhaft zu diesen Versuchen des Federmyographion von du Bois-Reymond (Fig. 58). Hier wird nach dem Princip der Kinderflinten die Zeichenplatte durch eine Spiralfeder S an dem Zeichenstift h vorbeigeschossen. Zwei ausgespannte Stahldrähte PP bilden die Führung eines Messingrahmens RR, der eine berusste Glasplatte trägt; ein mit dem Rahmen fest verbundener stählerner Stab, der von der zusammendrückbaren Feder S umgeben ist, dient zur Verschiebung des Rahmens. Wird mittels des Stahlstabes der Rahmen nach links, hart bis an die linke verticale Eisensäule geschoben und durch Einspringen des Stechers A in den Stahlstab hier festgehalten, so ist die Feder S stark zusammengedrückt, und zieht man dann den Stecher A ab, so fliegt vermöge der Federkraft die Zeichenplatte mit hinreichender Schnelligkeit die Führung entlang. An den Rahmen RR ist unten ein Fortsatz, ein „Daumen" angebracht, der beim Vorbeifliegen der Platte den Hebel w von dem Metallsäulchen e fortschlägt; zu w und e ist je das eine Ende der Leitung des primären Kreises eines Inductoriums geführt, in dessen secundären Stromkreis der Nerv eingeschaltet ist. Den Muskel, zu dem dieser Nerv geht, hat man sich in G eingespannt und an dem um eine horizontale Axe drehbaren Hebel H arbeitend zu denken, dessen freies Ende den Zeichenstift h trägt. So zeichnet der Muskel seine Zuckung auf der Platte selbst auf. In dem Momente, wo die vorbeifliegende Zeichenplatte w von e fortschlägt, wird der primäre Kreis geöffnet, dadurch ein Inductionsschlag ausgelöst, der zum Nerven gehend eine Muskelzuckung zur Folge hat. Um die Zeit zu markiren, ist noch eine Stimmgabel St angebracht, deren eine Zinke an ihrem freien Ende eine Zeichenfeder V trägt, welche genau vertical unter dem Zeichenstift h des Muskels stehend die Schwingungen der angeschlagenen Stimmgabel (deren Schwingungszahl bekannt ist) auf der Zeichenplatte aufschreibt. Nun wird in dem Momente, wo infolge Abziehens des Stechers A die Zeichenplatte losfliegt, die Stimmgabel durch den Stab D angeschlagen und zeichnet ihre Schwingungen in Form der auf der Figur dargestellten, unteren wellenförmigen Curve

auf. Die Abbildung (Fig. 58) zeigt den eben beendeten Versuch; der Stecher A ist abgezogen, die Wippe w von dem Metallsäulchen e fortgeschlagen, die Platte weit nach rechts geflogen, sodass die Zeichenstifte h und V schon jenseits der Platte stehen. Auf der Platte sieht man zu unterst die wellenförmige Curve der Stimmgabel, welche die Zeit registriren, darüber die Zuckungscurven: a ist der Moment der Reizung, b der Anfang der Muskelverkürzung bei Reizung der dem Muskel nahen, c bei Reizung der vom Muskel möglichst entfernten Nervenstelle.

Für den motorischen Nerven des Menschen haben v. Helmholtz und Baxt die Fortpflanzungsgeschwindigkeit in der Weise bestimmt, dass sie den N. medianus einmal in der Ellenbeuge und dann in der Nähe des Handgelenks reizten und die dadurch bewirkte Verdickung der Muskeln des Daumenballens mittels eines auf sie aufgesetzten Hebels verzeichnen liessen. Behufs Immobilisirung ruhte die Hand der Versuchsperson auf dem Tisch in einem erstarrten Gypsguss.

Uebrigens ist die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven nicht für alle Punkte seines Verlaufs gleichmässig, sondern nimmt nach H. Munk von der oberen Nervenstelle nach den dem Muskel näheren ab; diese Verlangsamung rührt wohl daher, dass im Nerven ein Widerstand für die Leitung besteht. Umgekehrt nimmt nach v. Helmholtz die Fortpflanzungsgeschwindigkeit mit der Stärke des Reizes zu.

Tetanus. Folgen die Erregungen des Nerven so schnell auf einander, dass der Muskel in den Intervallen zwischen den einzelnen Erregungen nicht Zeit zum Erschlaffen hat, so erhält man eine dauernde Contraction, einen Tetanus. Reize, die auf den Nerv des Nervmuskelpräparates applicirt den Muskel in Tetanus versetzen, nennt man „tetanisirende Reize“. Wir haben schon gelegentlich des Muskeltetanus (S. 326) gesehen, dass etwa 8 bis 10 Einzelreize in der Sec. genügen, um Tetanus hervorzurufen. Man kann daher einen Muskel in Tetanus versetzen, wenn man durch seinen Nerven die schnell wechselnden Inductionsströme eines Inductoriums hindurchschickt, dessen primäre Spirale durch eine selbstthätige Unterbrechungsvorrichtung nach Art des Wagner'schen Hammers (Fig. 36, S. 327) in häufigem Wechsel unterbrochen wird. Zum Tetanisiren des Nerven eignet sich daher der Schlittenmagnetelectromotor (Fig. 37, S. 328) vorzüglich. Auch durch mechanische Reizung des Nerven kann man Tetanus erzeugen, wenn nur die einzelnen Reize genügend schnell auf einander folgen.

Um den Nerv vor dem Vertrocknen zu schützen, leitet man ihn mittels eines Fadens durch eine Glasröhre, in welcher er auf zwei, etwa 1 Ctm. von einander entfernten Platinringen aufliegt, von denen jeder mit je einem Ende der secundären Spirale des Inductoriums verbunden ist. Diese kleine Vorrichtung heisst „feuchte Reizungsröhre“.

Da durch den mechanischen Angriff der Nerv an der Applicationsstelle verändert und einer weiteren Erregung von dieser Stelle aus unfähig wird, so muss man den mechanischen Reiz successive auf tiefere, dem Muskel nähere Stellen des Nerven einwirken lassen. Hierzu dient Heidenhain's Tetano-

motor. Ein an den verlängerten Anker des Wagner'schen Hammers (Fig. 36, S. 327) angebrachter und dadurch electromagnetisch in Thätigkeit versetzter Elfenbeinklöpfel hämmert auf den darunter in einer Elfenbeinrinne liegenden Nerven eines Schenkelpräparates, der langsam unter ihm fortgezogen wird, sodass immer neue, dem Muskel nähere Partien des Nerven in die Wirkungssphäre des Hammers kommen. Auf diese Weise gelingt es, einen sehr heftigen, dem electrischen ebenbürtigen mechanischen Tetanus hervorzurufen.

Abhängigkeit der Zuckungshöhe von der Reizstärke. Bei dem electrischen Reiz kann man die Stärke oder Intensität variiren, und zwar für Inductionsschläge durch die Entfernung der secundären Rolle des du Bois'schen Magnetelectromotors von der primären. Spannt man den Muskel im Myographion (Fig. 35, S. 325) ein und brückt den Nerv über Electroden, die zur secundären Rolle des Inductoriums gehen, so findet man, wenn man die möglichst weit entfernte secundäre Rolle allmälig der primären nähert, einen Punkt, bei dem der Muskel auf den Oeffnungsinductionsschlag eben eine minimale Zuckung ausführt (Reizschwelle). Je näher man dann mit der secundären Rolle rückt, desto höher sieht man die Zuckungen ausfallen. Es ist also die Zuckungshöhe direct abhängig von der Intensität der Reizung. Bei einer gewissen Stromstärke erhält man eine maximale Zuckung; man ist so an die Grenze der Zuckungshöhe gelangt. Steigert man die Stromstärke noch weiter, so erhält man keine grössere Zuckungshöhe. Gleichwie die Höhe der Einzelzuckung, ist auch die Höhe des Tetanus von der Intensität der Reizung direct abhängig.

Erregbarkeit des Nerven. Unter Erregbarkeit versteht man die Fähigkeit des Nerven, durch Reize ausgesprochen zu werden, d. h. in dem von ihm versorgten Muskel eine Zuckung auszulösen. Die Erregbarkeit ist um so grösser, je kleiner der Reiz zu sein braucht, um den Nerven in Thätigkeit zu versetzen, und um so kleiner, je stärker der Reiz sein muss, um eine Muskelzuckung auszulösen. Um die Erregbarkeit zu bestimmen, verfährt man am besten so, dass man diejenige Entfernung der secundären Rolle des Inductoriums von der primären aufsucht, bei welcher der Oeffnungsinductionsschlag eben eine minimale Zuckung auslöst (Methode der minimalen Reize). Prüft man so die Erregbarkeit eines frischen Nerven an verschiedenen Strecken seines Verlaufes, so findet man nach Pflüger's Entdeckung, dass die Erregbarkeit in den oberen Partien des Nerven grösser ist als in den unteren, oder mit anderen Worten: um von Stellen des Nerven aus, die vom Muskel weiter entfernt sind, eine minimale Zuckung zu erhalten, bedarf es geringerer Stromstärken als für die dem Muskel näheren Stellen (Gesetz der örtlichen Erregbarkeit des frischen Nerven). Diese Erregbarkeitsunterschiede gelten indess nur für den electrischen Reiz; bei mechanischer und chemischer

Reizung findet man die Erregbarkeit nach v. Fleischl und Tigerstedt für alle Punkte des Nerven gleich. Wenn man nun nach einiger Zeit wieder die örtliche Erregbarkeit des Nerven bestimmt, so zeigt es sich, dass die Erregbarkeit sich zunächst am oberen Ende ändert, und zwar nimmt sie allmälig ab und erlischt schliesslich ganz, sodass selbst die stärksten Inductionsschläge keine Zuckung mehr auszulösen vermögen. Man bezeichnet dieses Verhalten der Nervenstrecke als „Absterben". Allmälig setzt sich das Absterben nach unten, nach dem Muskel hin fort, schliesslich erhält man von keinem Punkte des Nerven aus mehr Zuckung, wohl aber noch vom Muskel aus, weil dieser später abstirbt, leistungsunfähig wird, als der Nerv. Dies Verhalten, dass der Nerv vom Centrum oder besser von der Schnittfläche nach der Peripherie hin abstirbt, nennt man auch das Valli-Ritter'sche Gesetz. Aber bei diesem Absterben tritt noch die bemerkenswerthe Erscheinung auf, dass die Erregbarkeit der absterbenden Stelle nicht allmälig von ihrer ursprünglichen Höhe bis auf Null absinkt, vielmehr geht dem Sinken noch ein Ansteigen der Erregbarkeit bis auf ein Maximum voraus, das erheblich die Erregbarkeitsgrösse der oberen, am weitesten entfernten Strecke des frischen, eben ausgeschnittenen Nerven übertrifft. Man kann nun nach Heidenhain jede Stelle des Nerven sofort in höhere Erregbarkeit versetzen, dadurch dass man oberhalb derselben einen neuen Querschnitt am Nerven anlegt. Die Geschwindigkeit des Absterbens und der damit verbundenen Veränderungen der Erregbarkeit ist in erster Linie von der Temperatur abhängig. Bei 44° C. stirbt der Nerv schon in ca. 15 Min. ab, bei. 75° C. in wenigen Sec.; bei mittlerer Zimmertemperatur und in feuchter Luft können die dem Muskel nahen Partien eines mit dem M. gastrocnemius verbundenen N. ischiadicus 1—5 Tage lang erregbar bleiben. Bei Quetschung des Nerven verliert die geschädigte Nervenstrecke nach Schiff und Erb früher ihre Erregbarkeit als ihr Leitungsvermögen.

Unermüdlichkeit und Stoffwechsel des Nerven. Tetanisirt man einen Nerven einige Zeit lang electrisch, so sieht man den Muskeltetanus immer weniger ausgiebig und von kürzerer Dauer werden; schliesslich bleibt jede Wirkung aus. Daraus hat man schliessen wollen, dass, wie beim thätigen Muskel (S. 344), so auch beim Nerven Ermüdung eintritt. Konnte aber nicht der Nerv seine Erregbarkeit bewahrt haben und das Ausbleiben des Tetanus nur die Folge der Muskelermüdung sein? In der That haben neuerdings Bernstein, Bowditch u. A. nachgewiesen, dass der Nerv so gut wie unermüdbar ist. Wird nach Injection von Curare, das die motorischen Nervenendigungen lähmt (S. 414), beim künstlich respirirten Säugethier ein Nerv z. B. der Ischiadicus stundenlang tetanisirt, so sieht man, wenn weiterhin die Giftwirkung schwindet, die Nervenreizung wieder Muskeltetanus hervorrufen.

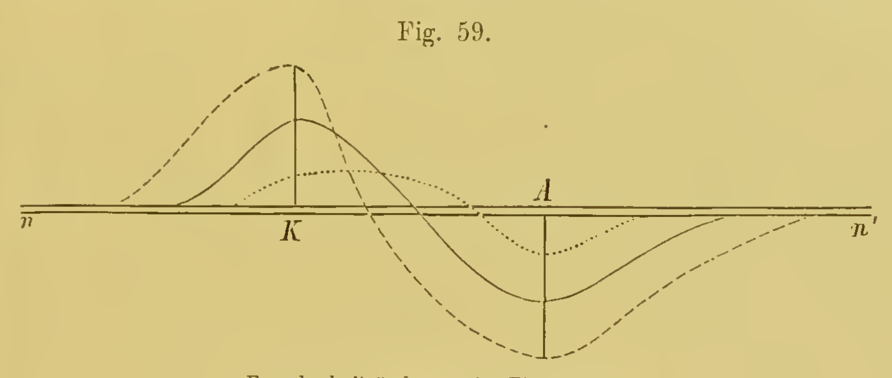
Damit steht auch im Einklang, dass der Stoffverbrauch an und für sich im Nerven minimal ist, worauf auch schon die auffallend geringe Blutversorgung der Nervenstämme gegenüber anderen Organen hinweist. Ein Unterschied in der chemischen Zusammensetzung des ruhenden und erregten Nerven ist bisher nicht zu constatiren gewesen; auch eine aus den chemischen Processen resultirende Wärmebildung ist für den Nerven nicht sicher nachgewiesen. Höchst wahrscheinlich sind beide, der Stoffverbrauch und die Wärmebildung, von so geringer Grösse, dass sie der Bestimmung mittels unserer gegenwärtigen Hilfsmittel entgehen.

Nervendegeneration. Die Erregbarkeit des Nerven ist ferner abhängig von seiner normalen Ernährung, daher ein ausgeschnittener Nerv relativ schnell seine Erregbarkeit einbüsst, ferner von seinem Zusammenhange mit dem zugehörigen nervösen Centralorgan. Durchschneidet man z. B. einen motorischen Nervenstamm, so wird das periphere Ende bei Säugethieren schon innerhalb 2 bis 6 Tagen, bei Kaltblütern beträchtlich später, unerregbar. Mit der Herabsetzung der physiologischen Leistungsfähigkeit gehen anatomische Veränderungen einher, zunächst nach Engelmann infolge des Traumas eine Degeneration bis zum nächsten Schnürring, sodass auf dieser Strecke Mark und Axencylinder nicht mehr distinct zu unterscheiden sind, dann die sog. fettige Degeneration des abgetrennten peripheren Endes, welche den Nerveninhalt befällt. Bei nicht zu weitem Auseinanderstehen des centralen, keine besondere Veränderung zeigenden und des peripheren Stumpfes kann Verheilung unter vollständiger Regeneration der Nervenfasern eintreten; dann kehrt auch die Functionsfähigkeit derselben zurück. Starke Quetschung eines motorischen Nerven führt ebenfalls zur Degeneration: bei der Regeneration tritt ein Stadium ein, in welchem die Leitungsfähigkeit wiedergekehrt ist, aber noch nicht die Erregbarkeit; um diese Zeit ist der Axencylinder bereits restituirt, aber noch nicht oder wenigstens nicht vollständig die Markscheide. Alle chemischen Agentien und mechanischen Insulte, die wir bei den Reizen abgehandelt haben, vernichten auch die Erregbarkeit des Nerven. Destillirtes Wasser macht den Nerven schnell unerregbar; nur Kochsalzlösung von 0,6—1 pCt. beeinträchtigt die Erregbarkeit möglichst wenig.

Electrotonus. Eine ganz besonders interessante Aenderung der Erregbarkeit des Nerven bedingen die constanten Ströme. Bekanntlich bezeichnet man nach Faraday die positive Electrode, also diejenige, durch welche der Strom eintritt, als Anode, die negative Electrode, durch die der Strom austritt, als Kathode und den veränderten Zustand, in den die vom Strom durchsetzte Materie geräth, als Electrotonus. Diese Bezeichnungen werden auf den Nerven übertragen. Für den sog. physiologischen Electrotonus des Nerven hat nun Pflüger (1859) folgendes Gesetz aufgestellt: Jeder den motorischen Nerven durchfliessende constante

Strom stellt an der Anode Verminderung der Erregbarkeit, Anelectrotonus, dagegen an der Kathode Erhöhung der Erregbarkeit, Katelectrotonus her. Diese Erregbarkeitsänderungen sind am stärksten in unmittelbarer Nähe der Anode resp. Kathode und nehmen von beiden nach oben und nach unten zu allmälig ab. Auf der innerhalb der Electroden gelegenen, vom Strom durchflossenen „intrapolaren" Strecke besteht ebenfalls in der Nähe der Anode Anelectrotonus, in der Nähe der Kathode Katelectrotonus, und beide nehmen nach der Mitte zu allmälig ab bis zu einem Nullpunkt „Indifferenzpunkt". Je stärker der constante Strom ist, der auch der polarisirende oder electrotonisirende heisst, desto weiter dehnen sich die Erregbarkeitsänderungen über die Electroden hinaus „extrapolar" aus. Auf der intrapolaren Strecke rückt der Indifferenzpunkt bei starken Strömen nach der Kathode, bei schwachen Strömen nach der Anode hin. Verzeichnet man (Fig. 59)

Fig. 59.



Erregbarkeitsänderung im Electrotonus.

auf den Nerven (n n') als Abscissenaxe die einem jeden Punkte desselben entsprechende Erregbarkeitsgrösse als Ordinate, und zwar (bei A liegt die Anode, bei K die Kathode, der Strom durchsetzt also den Nerven in der Richtung von A nach K) den Erregbarkeitszuwachs im Katelectrotonus als positive, die Erregbarkeitsverminderung im Anelectrotonus als negative Ordinate und verbindet die Enden dieser Ordinaten, so erhält man für die einzelnen Stromstärken die Curven der Erregbarkeitsänderung im Electrotonus. Die gestrichelte Curve entspricht der grössten, die ausgezogene Curve der mittleren, die punktirte Curve einer geringen Stromstärke. Man bezeichnet diesen Electrotonus zum Unterschied von einer anderen, durch den constanten Strom bewirkten Veränderung (S. 416) auch wohl als „physiologischen Electrotonus".

Durch den Versuch kann man sich von diesen Erregbarkeitsänderungen einfach so überzeugen, dass man die Enden der secundären Spirale des Inductoriums zu einer, dem Muskel näheren Stelle des Nerven führt und diejenige Entfernung der secundären von der primären Spirale aufsucht, bei welcher der Muskel eben zu zucken anfängt (Methode der minimalen Reize). Schickt man nun durch eine höher gelegene Nervenstrecke einen constanten Strom in der

Richtung vom oberen Ende des Nerven zum Muskel „absteigender Strom", so geräth die extrapolare Strecke, auf welche der Inductionsreiz wirkt, in Katelectrotonus, und demgemäss sieht man die Zuckungshöhe beträchtlich zunehmen. Nähert man umgekehrt die secundäre Spirale des Inductoriums der primären so weit, dass eine maximale Zuckung ausgelöst wird, und wendet man nun den constanten Strom, sodass er den Nerven in der Richtung vom Muskel zum Centrum durchsetzt „aufsteigender Strom", so geräth die extrapolare Strecke in Anelectrotonus, und als Folge davon nimmt die Zuckungshöhe beträchtlich ab.

Ist der durch den Nerven geschickte constante Strom von sehr grosser Intensität, so erfolgt, wie Pflüger und v. Bezold gezeigt haben, in der in Anelectrotonus versetzten Strecke, ausser der Erregbarkeitsabnahme, noch eine Herabsetzung der Leitungsfähigkeit, ja es kann unter Umständen die anelectrotonisirte Strecke sogar vollkommen leitungsunfähig werden.

Die durch den Electrotonus veränderte Erregbarkeit kehrt nach dem Oeffnen des Stromes nicht sofort zu ihrem ursprünglichen Werth zurück, sondern es tritt erst eine Erregbarkeitsänderung im entgegengesetzten Sinne auf, die man zum Unterschied von der electrotonischen als „Modification der Erregbarkeit" bezeichnet. Die anelectrotonische Strecke zeigt zunächst eine gesteigerte (positive Modification), die katelectrotonische eine herabgesetzte Erregbarkeit (negative Modification). Diese Modificationen bestehen in der Regel nur für Bruchtheile einer Secunde; sie halten um so länger an, je stärker der Strom und je länger seine Dauer war. Bestehen sie längere Zeit, so kann der Wechsel der Erregbarkeitszustände, ihr Umschlagen bei der Oeffnung des Stromes zu einer tetanisirenden Erregung des Nerven führen, wie bei dem sog. Oeffnungstetanus oder Ritter'schen Tetanus.

Erregung des frischen Nerven durch den constanten Strom. Lässt man constante Ströme durch den Nerv gehen, so sind die Erscheinungen, die sich beim Schluss, während der Dauer und beim Oeffnen des Stromes zeigen, verschieden je nach der Richtung des Stromes, ob auf- oder absteigend, und je nach der Stärke des Stromes. Auf- und absteigende Ströme geben, wenn sie schwach sind, stets nur Schliessungszuckung. Verstärkt man den Strom, so treten allmälig auch die Oeffnungszuckungen auf, die weiterhin den Schliessungszuckungen an Stärke gleich werden. Verstärkt man den Strom noch weiter, so werden für den aufsteigenden Strom die Schliessungszuckungen, für den absteigenden Strom die Oeffnungszuckungen schwächer, und schliesslich findet man eine Stromstärke, bei der man Zuckung nur bei Schliessung des absteigenden und nur bei Oeffnung des aufsteigenden Stromes erhält. Es ergibt sich so nach Pflüger als Zuckungsgesetz für den constanten Strom (es bedeutet ↑ aufsteigender, ↓ absteigender Strom, S Schliessung, O Oeffnung, Z Zuckung, R Ruhe):

Strom-richtung	Schwacher	Mittelstarker	Starker
	Strom.		
↓	S. Z. O. R.	S. Z. O. Z.	S. Z. O. R.
↑	S. Z. O. R.	S. Z. O. Z.	S. R. O. Z.

Aus den electrotonischen Veränderungen lässt sich die Erklärung für das Zuckungsgesetz ableiten, wenn man mit Pflüger die Hypothese zu Hilfe nimmt, dass nur das Entstehen des Katelectrotonus und das Verschwinden des Anelectrotonus als Reiz wirkt, und zwar ersteres in stärkerem Grade als letzteres. Schwache Ströme geben deshalb nur Schliessungszuckung, weil das Entstehen des Katelectrotonus bei dieser Stromdichte eben noch als Reiz wirkt, nicht aber der beim Oeffnen verschwindende Anelectrotonus, der ja schwächer als der Katelectrotonus ist. Bei mittelstarken Strömen genügt die Stärke des Katelectrotonus und des Anelectrotonus, um sowohl Oeffnungs- als Schliessungszuckungen hervorzurufen. Bei starkem aufsteigenden Strom herrscht in der nach dem Muskel zu gelegenen Nervenstrecke Anelectrotonus, der bei der Stärke des Stroms zugleich mit Leitungsunfähigkeit dieser Strecke verbunden ist, sodass die vom Entstehen des Katelectrotonus ausgehende Erregung der oberhalb gelegenen Nervenstrecke sich durch die leitungsunfähige untere Strecke nicht bis zum Muskel fortpflanzen kann, daher das Fehlen der Schliessungszuckung bei aufsteigendem Strom. Bei der Oeffnung des Stroms wirkt das Verschwinden des Anelectrotonus erregend. Das Gleiche ist der Fall beim Schliessen des absteigenden starken Stromes. Dagegen fehlt die Oeffnungszuckung, weil nach dem Oeffnen eines so starken Stromes die jenseits der Kathode gelegene untere Nervenstrecke in die starke negative Modification übergeht, die ebenfalls wie bei starkem Anelectrotonus mit Herabsetzung der Leitungsfähigkeit verbunden ist, sodass die von der oberen Nervenstrecke, wo der Anelectrotonus verschwindet, herkommende Erregung an ihrer Fortpflanzung durch die untere Strecke des Nerven gehemmt ist. Dass in der That das Verschwinden des Anelectrotonus als Reiz wirkt, hat Pflüger mit Hilfe des Ritter'schen Oeffnungstetanus (S. 410) bewiesen: wenn man den constanten Strom längere Zeit durch eine lange Nervenstrecke geschlossen lässt, dann artet die Oeffnungszuckung in Tetanus aus. Bei einem Strom in aufsteigender Richtung herrscht in der Strecke nach dem Muskel zu Anelectrotonus; durchschneidet man nun den Nerven in der intrapolaren Strecke zwischen den Electroden, so bleibt der Tetanus unverändert bestehen; das Verschwinden des Anelectrotonus erfolgt hier an dem mit dem Muskel noch verbundenen Nervenstück. Durchschneidet man bei absteigendem Strom den Nerv intrapolar, so kommt der Muskel auf der Stelle zur Ruhe, weil hier diejenige Strecke, in welcher der Anelectrotonus verschwindet, d. h. die obere central gelegene vom Muskel abgetrennt ist. — Der im Absterben nach Valli-Ritter (S. 407) seine Erregbarkeit stetig ändernde Nerv zeigt auch ein modificirtes Zuckungsgesetz.

Allgemeines Gesetz der Nervenerregung. Die electrotonischen Erscheinungen und ihre Beziehungen zum Zuckungsgesetz zeigen klar, was die anderen Reizarten schon wahrscheinlich gemacht haben, dass jede Erregung des Nerven durch Veränderung seines Zustandes zu Stande kommt; je schneller diese Veränderungen vor sich gehen, desto leichter wird der Nerv erregt. Besonders scharf lässt sich dies für den electrischen Reiz nachweisen. Jede Veränderung eines den Nerven durchfliessenden electrischen Stromes kann den Nerven erregen, wenn sie stark genug ist und mit genügender Geschwindigkeit vor sich geht. Wie alle Wirkungen strömender Electricität, ist auch die auf den Nerven nicht der Stromintensität (J) proportional d. h. derjenigen Electricitätsmenge, welche in der Zeiteinheit durch jeden gegebenen Querschnitt des Leiters strömt, vielmehr dem Quotienten aus dem Querschnitt des Nerven in die Intensität, der sog. Stromdichte $\left(D = \frac{J}{Q}\right)$ proportional. Es ist, wie das zuerst E. du Bois-Reymond (1848) ausgesprochen hat, nicht der absolute Werth der Stromdichte in jedem Augenblick, auf den der (Bewegungs-) Nerv mit Zuckung des zugehörigen Muskels antwortet, sondern die Veränderung dieses Werthes von einem Augenblick zum anderen, und zwar ist die Anregung zur Bewegung, die diesen Veränderungen folgt, um so bedeutender, je schneller sie bei gleicher Grösse vor sich gingen oder je grösser sie in der Zeiteinheit waren. Dadurch wird es auch verständlich, warum die kurzdauernden Inductionsströme sich besonders zur Nervenerregung eignen, und zwar Oeffnungsinductionsschläge noch besser als Schliessungsinductionsschläge (S. 327): es steigt nämlich der Schliessungsinductionsstrom langsam auf seine Höhe an und fällt ebenso langsam wieder ab, der Oeffnungsinductionsstrom dagegen erreicht sehr schnell seine volle Stärke und hört eben so schnell auf.

Nunmehr wird auch eine Erscheinung verständlich, die seit Galvani als secundäre Zuckung bezeichnet werden. Legt man auf ein Schenkel- oder Nervmuskelpräparat A den Nerven eines zweiten Gastrocnemius B so, dass ein Theil des Nerven von B die Sehne und ein anderer die Muskelfaseroberfläche von A berührt, so stellt der Nerv von B den ableitenden Bogen vor, der negativen Querschnitt und positiven Längsschnitt des Muskels von A verbindet, daher geht ein Strom (S. 352) durch den Nerven. Das Einbrechen dieses Stromes in den Nerven von B beim Anlegen desselben an den Muskel von A kann als Reiz wirken und eine Zuckung im Muskel B hervorrufen; es ist dies die von Volta beobachtete „Zuckung ohne Metalle“ (S. 354). Dieser Versuch beweist auf das einfachste, und ohne dass es einer stromanzeigenden Magnetnadel (Galvanometer) bedarf, den Strom des ruhenden Muskels; man bezeichnet deshalb ein Schenkelpräparat auch als „stromprüfenden Froschschenkel“ (physiologisches Rheoskop). Bringt man nun durch Reizung des Nerven den Muskel A zur Zuckung, so zuckt auch der

Muskel von B, der Muskelstrom von A erleidet bei der Zuckung eine negative Schwankung (S. 355), diese Schwankung erfolgt auch in dem vom Nerven B dargestellten ableitenden Bogen, und infolge dieser plötzlichen Verminderung der Stromdichte im Nerven von B zuckt auch der zugehörige Muskel, „secundäre Zuckung“. Legt man nach Matteucci (1842) den Nerv eines Schenkelpräparates auf ein schlagendes Säugethierherz, so erfolgt mit jeder Pulsation eine Zuckung des Schenkels; ebenso zuckt nach Schiff, wenn man den Phrenicus nahe am Herzen durchschnitten hat, das Zwerchfell bei jedem Herzschlage. Tetanisirt man den Nerven eines Schenkelpräparates A, dessen Muskel der Nerv eines zweiten Präparates B anliegt, so geräth auch der Muskel von B in „secundären Tetanus“ (du Bois-Reymond). Daraus geht unter Berücksichtigung des eben entwickelten allgemeinen Gesetzes der Nervenerregung hervor, dass in dem tetanisirten Muskel schnell auf einander folgende Schwankungen seiner electrischen Wirksamkeit erfolgen, denn nur durch solche Schwankungen der Stromstärke kann im Nerven von B eine tetanisirende Reizung zu Stande kommen: es ist dies zugleich ein weiterer Beweis dafür, dass der Muskel beim Tetanus in fortwährender innerer Bewegung begriffen ist (S. 338).

Das allgemeine Gesetz der Nervenerregung gilt für jede Art der Erregung. Man ist im Stande durch einen ganz allmälig gesteigerten Druck auf den Nerven z. B. durch Umschnüren mit einer feuchten Fadenschlinge, die man langsam zuzieht, den Nerv zu zerquetschen, ohne dass Muskelzuckung folgt, während jede plötzliche Quetschung eine Erregung zur Folge hat. Umgekehrt kann auch auf einen sehr starken mechanischen Eingriff, wenn dieser ausserordentlich schnell zur Wirkung gelangt, die Erregung ausbleiben, so z. B. wenn man den auf einer festen Unterlage fixirten Nerven mit einem kräftigen Hammerschlag zermalmt. Aehnliches sieht man auch bei der chemischen und thermischen Reizung. Demnach ergibt sich als allgemeines Gesetz der Nervenerregung: Die Erregung eines Nerven kommt zu Stande, sobald eine Aenderung seines (wahrscheinlich molecularen) Zustandes mit hinreichender Schnelligkeit herbeigeführt wird.

Directe und indirecte Reizung. Es bleibt noch zu erörtern, welches ist der Unterschied zwischen der Reizung des Muskels selbst (directe oder unmittelbare Reizung) und seiner Reizung vom Nerven aus (indirecte oder mittelbare Reizung). Rosenthal hat gezeigt, dass man vom Nerven aus schon eine Zuckung erhält bei einer Stromdichte, die auf den Muskel selbst wirkend denselben noch in Ruhe lässt, oder mit anderen Worten: der Nerv hat eine höhere specifische Erregbarkeit als der Muskel. Dagegen bewahrt der Muskel seine Leistungsfähigkeit viel länger als der Nerv, sodass zu einer Zeit, wo von keinem Punkte des Nerven aus mehr Zuckung zu erhalten ist, der Muskel noch bei directer

Reizung zuckt; im Allgemeinen ist dies beim Absterben sogar regelmässig der Fall.

Muskelirritabilität. Ist der Muskel reizbar nur vom Nerven aus, oder gibt es, wie dies zuerst Haller (1750) ausgesprochen hat, eine specifische Muskelirritabilität? Infolge des Vorhandenseins intramusculärer Nervenenden ist es schwierig zu entscheiden, ob ein direct auf den Muskel applicirter Reiz auf diesen selbst oder auf jene einwirkt. Kühne hat chemische Reize gefunden, die nur den Muskel und in gewisser Verdünnung resp. überhaupt nicht den Nerven erregen. Ammoniak ist ein überaus heftiger Muskelreiz, sodass schon die Spuren von Ammoniak, die im Tabakrauch enthalten sind, den Muskel in fortwährende Zuckungen versetzen, dagegen ist der Nerv gegen Ammoniak durchaus unempfindlich; selbst in der stärksten Ammoniakflüssigkeit stirbt er nach Harless ab, ohne eine Zuckung hervorzurufen. Concentrirte Milchsäure und concentrirtes Glycerin bringen, auf den Nerven wirkend, einen heftigen Tetanus hervor, während der Muskel durch diese Stoffe nicht erregt wird. Ferner hat Kühne gezeigt, dass auf die nervenfreien oberen und unteren Enden des M. sartorius vom Frosch jene Nervenreize nicht wirken, wohl aber die Muskelreize. Vom Curare (südamerikanisches Pfeilgift) ist es erwiesen, dass es nur auf die intramusculären Nervenenden lähmend wirkt; nun kann man aber einen durch Curarevergiftung entnervten Muskel durch Reize jeder Art zur Zusammenziehung bringen. Für die directe Muskelreizbarkeit spricht endlich auch die Erscheinung, dass heftige mechanische Reizung des Muskels, z. B. ein Schlag auf die Gegend des M. deltoides deutliche locale Contraction (Wulstbildung) bewirkt (Schiff's „idiomusculäre Contraction“). Danach kann kein Zweifel sein, dass der Muskel an sich reizbar ist.

Electrische Erscheinungen. Nach den Untersuchungen von E. du Bois-Reymond sind die Gesetze des Stromes des ruhenden Nerven die nämlichen, wie die des Stromes der ruhenden Muskeln (S. 352). Legt man am Nerven zwei Querschnitte an, so findet man, dass diese sich gleichartig verhalten; dagegen verhält sich jeder Punkt des natürlichen Längsschnittes am Nervenstück zwischen den beiden Querschnitten stark positiv gegen jeden Punkt des Querschnittes. Zwei symmetrisch, gleichweit von der Mitte, dem Aequator, des Nerven gelegene Punkte des Längsschnittes verhalten sich gleichartig, zwei unsymmetrische, ungleichweit vom Aequator gelegene Punkte verhalten sich electromotorisch ungleichartig. Es sind also die Nerven am Längsschnitt positiv, am Querschnitt negativ electrisch; die grösste positive Spannung herrscht in der Mitte des Längsschnittes, am Aequator, und nimmt von da ab gleichmässig nach den Enden des Längsschnittes ab.

Die Abhängigkeit der electromotorischen Kraft von den Lebenseigenschaften, von der Erregbarkeit des Nerven besteht in gleicher Weise, wie beim Muskel. Schon das kleinste Nervenstückchen zeigt electromotorische Wirksamkeit, sofern es nur Längs- und Querschnitt besitzt. Dagegen zeigt der abgestorbene todte Nerv keine gesetzmässigen electrischen Erscheinungen. Alle Nerven,

gleichviel welches ihre physiologische Function ist, zeigen den Strom und ebenso auch die Nerven aller Thiere in vollständig übereinstimmender Gesetzmässigkeit.

Die electromotorische Kraft des Nerven ist aller Wahrscheinlichkeit nach grösser als die des Muskels; die des Ischiadicus vom Frosch beträgt bei wirksamster Anordnung $^1/_{50}$ Daniell (d. h. den 50. Theil der electromotorischen Kraft eines Daniell'schen Elementes), die des achtmal so dicken M. cutaneus femoris vom Frosch nur eben so viel. Von den dicken Oberschenkelmuskeln des Frosches erhält man bei starker Anordnung einen Strom $= {}^1/_{20} - {}^1/_{12}$ Daniell.

Temperaturen über 2° C. erhöhen nach Steiner die electromotorische Kraft des Froschnerven, die zwischen 14 und 25° C. ihr Maximum erreicht, um dann wieder zu sinken.

Auch den Ruhestrom des Nerven will L. Hermann ebenso wie den Ruhestrom des Muskels erklären (S. 354).

Strom des thätigen Nerven. Leitet man den Nerven von Längs- und Querschnitt ab und bringt ihn dann durch irgend einen Reiz zur Thätigkeit, so sieht man nach der Entdeckung von du Bois-Reymond den Strom schwächer werden. Es ist hierbei gleichgültig, ob die tetanisirende Wirkung durch electrische Reizung (Inductionsströme) oder durch mechanische (Heidenhain's Tetanomotor [S. 405]) oder endlich durch chemische Reizung (conc. Glycerin) hervorgerufen wird; stets beobachtet man eine Abnahme des ruhenden Nervenstromes. Diese kann unter Umständen so stark sein, dass der Strom nunmehr von entgegengesetzter Richtung wird, also im ableitenden Bogen vom Querschnitt zum Längsschnitt geht. Diese Erscheinung der Schwächung des Stromes ist analog der negativen Schwankung des Muskelstromes bei der Thätigkeit, und man bezeichnet sie daher auch als die negative Schwankung des Nervenstromes. Wir haben hierin das einzige Anzeichen für innere Vorgänge im Nerven während der Thätigkeit (S. 408), während wir, abgesehen hiervon, zur Erkennung der letzteren den Nerven in Verbindung mit dem Muskel lassen müssen. Die sog. negative Schwankung besagt nur, dass die electrischen Spannungsdifferenzen im Nerven bei seiner Thätigkeit abnehmen; nach J. Bernstein ist sie die Folge periodischer Unterbrechungen des Ruhestromes.

Ist die negative Schwankung des Nervenstromes wirklich das Anzeichen der sich fortpflanzenden Erregungswelle (S. 402), so muss die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Nervenprincips, wie sie sich durch Erregung des Muskels zur Zusammenziehung kundgibt, mit der Fortpflanzung des Nervenprincips, wie sie sich durch die negative Stromschwankung kundgibt, zusammenfallen. Bernstein ist es gelungen, die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der negativen Schwankung zu etwa 28 Mtr. in der Secunde zu bestimmen, ein Werth, der genügend mit demjenigen übereinstimmt, der für die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Nervenprincips gefunden worden ist (S. 404). Aus dieser Ueber-

einstimmung darf wohl geschlossen werden, dass negative Schwankung und Erregung des Nerven zwei innig mit einander verbundene Vorgänge sind.

Doppelsinniges Leitungsvermögen. Die Erscheinung der negativen Schwankung lässt sich zur Entscheidung der Frage benutzen, ob sich die Innervation im Nerven nur in der einen Richtung, also beim motorischen Nerven in der Richtung von der Reizstelle zum Muskel hin, oder ob die Erregung, die an einer Nervenstelle stattfindet, sich nach beiden Enden des Nerven zu bewegt, ob also ein doppelsinniges Leitungsvermögen der Nerven besteht. Offenbar kann der einfache Versuch darüber nichts aussagen, denn selbst wenn bei Reizung eines motorischen Nerven die Erregung sich auch nach dem Centrum fortpflanzte, so fehlt es dort gewissermassen an einem Endorgan, das die Wirkung der stattfindenden Erregung zur Anschauung bringen könnte. Du Bois-Reymond hat gezeigt, dass sich die negative Schwankung für alle Spinalnerven von der gereizten Stelle nach oben und unten verbreitet, die negative Schwankung ist central und peripher von der Reizstelle nachweisbar, und damit ist die Frage endgültig zu Gunsten des doppelsinnigen Leitungsvermögens der Nerven entschieden. Die sonstigen, dafür in's Treffen geführten Beweise erscheinen nicht so eindeutig.

Electrotonus. Wird ein Nerv, dem an Längs- und Querschnitt ein zum Galvanometer ableitender Bogen anliegt, von einem constanten Strom durchflossen, so zeigt sich eine neben der früher besprochenen Erregbarkeitsänderung (S. 408) verlaufende Aenderung im electrischen Verhalten des Nerven. Man bezeichnet die erstere auch wohl als physiologischen Electrotonus, die letztere als physikalischen Electrotonus. Alle Stellen des Nerven zu Seiten der Anode werden positiver, alle Stellen zu Seiten der Kathode negativer, als sie vorher waren. Es entsteht so ein Zuwachsstrom, der den ursprünglichen Nervenstrom je nachdem verstärkt oder schwächt. Der Grad der Veränderung ist nicht an allen Stellen gleich, vielmehr ist, gleichwie bei der Erregbarkeitsänderung im physiologischen Electrotonus (S. 408), die Spannungsänderung dicht an der Elektrode am grössten und nimmt mit der Entfernung von derselben ab, sodass die Curve der Spannungsänderung ähnlich wie die Curve der Erregbarkeitsänderung (Fig. 59, S. 409) verläuft; nur ist hervorzuheben, dass da, wo die Erregbarkeit vermindert ist (Anelectrotonus), die Spannung positiver wird, und da wo die Erregbarkeit zunimmt (Katelectrotonus), die Spannung geringer wird. Die electrotonische Spannungsänderung ist von der Grösse des ruhenden Nervenstroms unabhängig; sie erscheint auch dann, wenn, wie beim Anlegen des ableitenden Bogens an zwei symmetrische Punkte, kein Nervenstrom vorhanden ist. Da Unterbinden des Nerven zwischen der Anode und Kathode die Spannungsänderung nicht zur Erscheinung kommen lässt, so kann es sich dabei nicht etwa um das Einbrechen von Strom-

schleifen des electrotonisirenden Stromes aus der intrapolaren Strecke in den Galvanometerkreis handeln.

Als „secundäre Zuckung vom Nerven aus" (zur Unterscheidung von der secundären Zuckung an sich [S. 412]) bezeichnet man die Erscheinung, dass ein Nervmuskelpräparat, dessen Nerv A an einen zweiten muskelfreien Nerv B angelegt ist, zuckt, sobald durch letzteren ein constanter Strom geschickt wird, obwohl doch zwischen beiden eine Continuität der Leitung nicht besteht. Es erklärt sich dies so. Der vom Strom durchflossene Nerv B geräth in den Electrotonus; die dadurch hervorgerufene Spannungsänderung bedingt in dem ihm angelegten und den ableitenden Bogen darstellenden Nerven A eine plötzliche Aenderung der Stromdichte, daher die Zuckung des Muskels von A. In ähnlicher Weise ist die Erscheinung zu deuten, die du Bois-Reymond als paradoxe Zuckung bezeichnet. Reizt man von den beiden Aesten des Ischiadicus nur den Tibialis durch einen constanten Strom, so zuckt bei Oeffnung und Schliessung des Stromkreises auch die vom Peroneus versehene Musculatur. Der im Tibialis entstehende Strom des electrotonischen Zuwachses reizt durch sein plötzliches Einbrechen in den Ischiadicusstamm auch die in ihm vorhandenen Fasern des Peroneuszweiges, daher die Zuckung der von letzterem innervirten Musculatur. Für den electrischen Reiz erleidet somit das Gesetz der isolirten Leitung der Erregung (S. 402) eine, allerdings nur scheinbare Ausnahme.

Ausser am Muskel und Nerven lassen sich nach du Bois-Reymond und Rosenthal auch an den Drüsen electrische Wirkungen nachweisen und zwar an den tubulösen Drüsen. Wo diese in grösserer Zahl neben einander angeordnet sind: in der Schleimhaut des Magens und Darmcanals aller Thiere, sowie besonders schön an der drüsenreichen Haut der Amphibien findet man die untere, dem Fundus oder Blindsack entsprechende Fläche positiv, die Drüsenmündungen oder innere Drüsenfläche negativ electrisch. Werden die zu den Drüsen gehenden Nerven gereizt, sodass die Drüsen in Thätigkeit gerathen, so nimmt der Drüsenstrom an Stärke ab, zeigt eine negative Schwankung.

Electrische Fische. Ein besonderes Interesse verdienen endlich die electrischen Organe gewisser Fische, die man deshalb auch „electrische Fische" nennt: der Zitterrochen (des adriatischen und mittelländischen Meeres), Torpedo, der Zitteraal (im Süsswasser des südlichen Amerikas vorkommend), Gymnotus und der Zitterwels (in den Flüssen und Seen des östlichen Africas, u. A. im Nil vertreten), Malopterurus. Die electrischen Organe bestehen aus einer grossen Zahl feiner prismatischer Plättchen, die in regelmässiger Anordnung neben und über einander in bindegewebigen Kästchen eingeschlossen sind. Die Bindegewebssepta grenzen die einzelnen Plättchen so ab, wie in der Volta'schen Säule je ein Zink- und Kupferplättchen von den darüber und darunter liegenden Plattenpaaren durch ein feuchtes Tuchläppchen geschieden sind. Beim Zitterrochen finden sich die electrischen Organe platt zu beiden Seiten der Wirbelsäule, beim Zitteraal und Zitterwels sind sie der Länge nach angeordnet und umgeben bei letzterem den Rumpf des Thieres so vollständig, dass nur Kopf und Schwanz frei herausragen. Jedes der Plättchen, der sog. electrischen Platten, besteht aus einer sehr quellungsfähigen schleimartigen

oder Gallertsubstanz (Torpedomucin nach Weyl). Zu je einem Organ tritt beim Zitterwels eine aus dem obersten Theil des Rückenmarks entspringende Nervenfaser, beim Zitteraal sind es jederseits eine Reihe von Nerven, die zu dem electrischen Organ treten; jede Platte wird von einem Nervenendast versorgt. Auf Reizung des oder der electrischen Nerven, gleichviel ob dies durch den Willen des Thieres oder durch künstliche Erregung geschieht, wird stets die eine Seite der Plättchen positiv, die andere negativ. Die Ströme dieser vielen Plättchen summiren sich ähnlich wie bei einer electrischen Batterie und geben deshalb ausserordentlich starke Gesammtwirkungen. Dieser unter dem Einfluss des Willens erfolgenden electrischen Entladungen bedienen sich die genannten Thiere als Waffe, mit deren Hülfe nach A. v. Humboldt's berühmter Schilderung die Zitteraale selbst Pferde betäuben sollen. Das electrische Organ reagirt während der Ruhe schwach alkalisch, bei der Thätigkeit oder beim Absterben nimmt nach Marcuse die Alkalescenz ab. Auch soll nach Marey die electrische Entladung, gleichwie der Muskel, ein „Stadium der latenten Reizung" zeigen (S. 331), also zwischen Erregung und Entladung eine messbare Zeit (etwa $^1/_{60}$ Secunde) liegen, die Entladung selbst dauert etwa $^1/_4$ Secunde. Nach Babuchin sind die electrischen Organe, ihrer Entwickelung nach, den Muskeln homolog zu erachten; auch enthalten sie nach Weyl einen dem Myosin (S. 347) verwandten Eiweissstoff.

Während aber die Muskeln, die Nerven und die Drüsen schon in der Ruhe electrische Wirkungen zeigen, erweisen sich die electrischen Organe der Fische in der Ruhe unwirksam und werden erst bei der Thätigkeit electrisch wirksam. Ferner bewirkt bei jenen die Erregung eine negative Schwankung, bei den electrischen Organen dagegen eine positive Schwankung.

Specielle Physiologie der Nerven und der Nervencentren.

Ungeachtet des vollständig gleichen Verhaltens der Nervenfasern gegen Reize und in Bezug auf die Leitung der durch letztere gesetzten Erregung, ungeachtet der Uebereinstimmung in ihren electrischen Erscheinungen zeigen sich Differenzen in der physiologischen Wirkung der Nerven, insofern nur ein Theil von ihnen zu Muskeln geht und diese in Thätigkeit versetzt, andere Nerven dagegen ohne äusserlich sichtbare Thätigkeitsäusserung einen nur dem betreffenden Individuum (subjectiv) wahrnehmbaren Vorgang vermitteln, den man als „Empfindung" bezeichnet, weshalb diese Nerven sensible oder Empfindungsnerven heissen. Diese Verschiedenheit der Wirkungen kann, da die Nervenfasern nur die Leitungsbahnen der Erregung bilden, einzig und allein darauf beruhen, dass beide in ihrer physiologischen Leistung differenten Fasergruppen mit verschiedenen Endapparaten verknüpft sind. Während die motorischen Nerven ihre Endorgane „Erfolgsorgane" in den Muskeln, also peripher haben, stehen die sensiblen Nerven mit in den Centralorganen des Nervensystems gelegenen Apparaten in Verbindung, und in diesen kommt die Wirkung der Erregung zu Stande, die dem betreffenden Individuum nur subjectiv wahrnehmbar wird. Es muss also die durch einen Reiz gesetzte

Erregung nach dem Centrum hin fortgepflanzt werden, wenn sie eine Empfindung auslösen soll. Man nennt deshalb die sensiblen Nerven wohl auch centripetale im Gegensatz zu den motorischen als centrifugalen.

Die nähere Feststellung der den einzelnen Nerven zukommenden Leistungen und ihrer Verknüpfung mit den Centralorganen des Nervensystems, sowie die Kenntniss von den Verrichtungen der letzteren bildet den Inhalt der speciellen Physiologie der Nerven und Nervencentren und der Lehre von den Sinnesempfindungen.

Die Methoden, deren sich die specielle Nervenphysiologie bedient, sind verhältnissmässig einfach. Man durchschneidet den Nerven oder die Fasergruppe, deren Function ermittelt werden soll, und beobachtet, welches die Folgen dieser Durchschneidung sind, ob Bewegungslosigkeit „Lähmung“, oder Empfindungs(Gefühl-)losigkeit „Anästhesie“, und an welchem Theil des Körpers sie eintritt („Ausfallserscheinungen“). Oder man reizt den peripheren bez. centralen Stumpf des durchschnittenen Nerven; es wird dann die Thätigkeitsäusserung, die der Nerv normal vermittelt, bei Reizung deutlich in die Erscheinung treten. Ist der Nerv ein sensibler, so wird bei Reizung seines centralen Stumpfes eine sehr erhöhte Empfindlichkeit in dem betreffenden Theil zu beobachten sein, unter Umständen sich die Schmerzempfindung durch infolge davon veranlasste Bewegungen (Fluchtversuche, Abwehrbewegungen, Schreien) äussern, während Reizung des peripheren Stumpfes keine Erscheinungen zur Folge hat. Umgekehrt wird bei einem motorischen Nerven Reizung seines centralen Stumpfes erfolglos sein, während die des peripheren Stumpfes eine lebhafte Contraction der von diesem Nerven versorgten Muskeln hervorruft. Endlich kann man auch aus den anatomischen Veränderungen, die ein durchschnittener Nerv allmälig eingeht, aus der sog. Degeneration des Nerven (S. 408), den Schluss ziehen, ob ein Nerv motorisch oder sensibel ist; es degenerirt nämlich der mit seinem Erfolgsorgan zusammenhängende Nervenstumpf, also bei den motorischen Nerven der periphere mit dem Muskel zusammenhängende Stumpf, bei den sensiblen der centrale, mit dem Centralorgan zusammenhängende Stumpf (vergl. auch S. 426). Mittels letzterer Methode vermag man auch die in einem gemischten Nervenstamm enthaltenen motorischen und sensiblen Fasern von einander zu unterscheiden.

Rückenmarksnerven.

Durchschneidet man einen Nerven z. B. den N. ischiadicus bei einem Thier, so findet man Lähmung der von diesem Nerven versorgten Muskeln des Schenkels (das Thier schleppt den Schenkel nach) und vollständige Gefühllosigkeit in dem peripheren Bereich des Nerven. Die stärksten Reize, auf diese Pfote applicirt, rufen keine Schmerzäusserung hervor, ja man kann sogar den Fuss

dieser Seite abschneiden, ohne dass das Thier eine Spur von Empfindung zeigt. Also enthält der N. ischiadicus zugleich **motorische und sensible Fasern** d. h. er ist ein **gemischter** Nervenstamm. Als solcher erweist sich der Ischiadicus in seiner ganzen Länge bis zur Wirbelsäule; wo auch immer zwischen Wirbelsäule und Unterschenkel er durchschnitten wird, immer beobachtet man Bewegungs- und Empfindungslähmung in dem zugehörigen Bein. Das Gleiche ist bei fast allen anderen Nervenstämmen des Rumpfes und der Extremitäten der Fall; von ihrem Austritt aus den Wirbeln an sind sie in ihrem ganzen peripheren Verlauf gemischte Nerven. Verfolgt man nun die Nerven in's Rückenmark hinein, so sieht man einen jeden mit zwei Wurzeln entspringen, einer vorderen (ventralen) kleineren und einer hinteren (dorsalen) grösseren, die nach dem Zwischenwirbelloch convergiren und hier sich mit einander verbinden; kurz vorher findet sich noch an der hinteren Wurzel eine Anschwellung, das Spinalganglion. Nun variirt die Zahl der Wirbel bekanntlich ausserordentlich in der Thierreihe und ebenso die Zahl der vom Rückenmark entspringenden Nervenpaare (beim Menschen finden sich 31, beim Pferde 42, beim Frosch nur 9 Nervenpaare), aber alle ausnahmslos entspringen vom Rückenmark mit zwei getrennten Wurzeln, einer vorderen und einer hinteren. Diese Gesetzmässigkeit brachte Charles Bell (1811) auf den Gedanken, es möchten in diesen Wurzeln diejenigen Fasern, die der Bewegung vorstehen, von denjenigen getrennt sein, welche die Empfindung vermitteln; er stellte so das ausserordentliche wichtige, nach ihm benannte Gesetz auf, dass **die der Bewegung vorstehenden Nervenfasern durch die vorderen Wurzeln und die die Empfindung vermittelnden durch die hinteren Wurzeln vom Rückenmark abtreten.** Man fasst auch wohl das **Bell'sche Gesetz** kürzer dahin, dass man sagt: **die vorderen Wurzeln der Rückenmarksnerven sind motorisch, die hinteren sensibel.**

Dieses Gesetz, anfangs vielfach bestritten, weil die Versuche am Warmblüter infolge der so eingreifenden Operation, wie sie die Eröffnung des Wirbelcanals für diese Thiere ist, nicht unzweideutig ausfielen, wurde erst durch Johannes Müller (1831) schlagend bewiesen. Bei Poikilothermen, z. B. Fröschen, welche die Eröffnung der Wirbelsäule viele Tage, ja Monate lang überleben können, legte Müller durch Aufbrechen der Wirbelbögen den Theil des Rückenmarks bloss, von dem die Nervenstämme der hinteren Extremitäten ihren Ursprung nehmen, und durchschnitt auf der einen z. B. rechten Seite sämmtliche vorderen, auf der linken sämmtliche hinteren Wurzeln dieser Nerven; dann war das rechte Hinterbein vollkommen gelähmt und wurde unbeweglich nachgeschleppt, das linke blieb frei beweglich. Dagegen ist die linke Hinterextremität vollkommen unempfindlich; auf die Haut dieser Extremität kann man die stärksten mechanischen, chemischen, thermischen Reize appliciren, dieselbe quetschen, mit concentrirten Säuren ätzen, verbrennen, ohne dass Fluchtversuche eintreten, die eine Schmerzempfindung verriethen, während dieselben Reize, auf das rechte Hinterbein gebracht, sogleich die energischsten,

unzweideutig die Schmerzempfindung verrathenden Bewegungen (Fluchtversuche oder Schreie) hervorrufen. Zu noch schärferen Resultaten führen Reizungsversuche der blossgelegten und durchschnittenen Nervenwurzeln. Werden die vorderen Wurzeln quer zwischen Rückenmark und ihrer Vereinigung mit den hinteren Wurzeln durchschnitten, so tritt auf Reizung des peripheren Stumpfes (z. B. Quetschen, Anlegen eines Zinkkupferbogens) constant Zuckung der von der Nervenwurzel versorgten Muskeln ein, während auf Reizung des centralen Stumpfes jeder Erfolg ausbleibt. Durchschneidet man in gleicher Weise die hinteren Wurzeln, so bleibt umgekehrt die Reizung des peripheren Stumpfes ohne allen Erfolg, während auf Reizung des centralen Stumpfes die deutlichsten Zeichen der Schmerzempfindung (Schreie oder Fluchtversuche) eintreten.

Dem Bell'schen Gesetz entsprechend, treten diejenigen Nervenfasern, welche zu den Ringmuskeln der Arterien gehen, die vasomotorischen (vasoconstrictorischen, gefässverengenden) Nerven ebenfalls durch die vorderen Wurzeln aus; auf Reizung der letzteren verengern sich, wie Pflüger gezeigt hat, die von diesen innervirten Gefässe. Ebenso treten die die Drüsen zur Thätigkeit anregenden Fasern, die secretorischen Nerven (S. 435) durch die vorderen Spinalwurzeln ab. Umgekehrt treten die die Muskeln, Sehnen und Gelenke mit Empfindlichkeit versehenden Nervenfasern, die sog. sensiblen Muskelnerven, durch die hinteren Wurzeln ab.

Bemerkenswerther Weise sind die hinteren Wurzeln durchschnittlich dicker als die vorderen Wurzeln, daher auch der Gesammtquerschnitt der hinteren Wurzeln den der vorderen Wurzeln meistens übertrifft. Da nun abgesehen davon die einzelnen Fasern der hinteren Wurzeln dünner und feiner als die der vorderen Wurzeln sind, so ergibt sich daraus, dass eine viel grössere Zahl von Nervenfasern durch die hinteren Wurzeln austritt als durch die vorderen, oder mit anderen Worten: der Körper wird reichlicher mit sensiblen Fasern versorgt als mit motorischen. Endlich ist noch bemerkenswerth, dass in der rechten Körperhälfte die motorischen Fasern reichlicher sind, als in der linken und dass umgekehrt die sensiblen Fasern der linken Körperhälfte über die der rechten überwiegen, daher sind die Menschen grossentheils „rechtshändig und linksfühlig“.

Sensible Muskelnerven. Dass die Muskeln empfindlich sind, zeigt die bei der Ermüdung der Muskeln, noch mehr aber die bei krankhaften Zuständen derselben: Muskelrheumatismus, Wadenkrämpfe u. A. auftretende grosse Schmerzhaftigkeit. Aber auch in der Norm vermitteln uns die Muskeln Empfindungen: wir werden uns der Grösse der Muskelanstrengung beim Heben von Gewichten bewusst und der Spannung oder Dehnung, die ein an den schlaffen Gliedern ziehendes Gewicht bewirkt, und schliessen aus diesen Muskelgefühlen auf die Grösse des Widerstandes, den unsere Glieder bei der Bewegung überwinden müssen. Das anatomische Substrat für diese Muskelgefühle ist in besonders gebauten Nervenendigungen (Rollett's Nervenschollen,

Golgi's Sehnenendkolben) in den Muskeln, im Perimysium und in den Sehnen zu suchen. Durch das Gefühl von der Anstrengung und Spannung der Muskeln sind wir, auch ohne Zuhilfenahme des Gesichtssinnes, jeden Augenblick von der Lage unserer Glieder unterrichtet und vermögen so, ohne auf unseren Körper besonders zu achten, unser Gleichgewicht zu erhalten. Dieser Muskelgefühle bedürfen wir auch, um die Grösse und den Umfang unserer Muskelbewegungen den zu überwindenden Widerständen anzupassen. Nach Durchschneidung der hinteren Rückenmarkswurzeln beim Frosch werden die Bewegungen, insbesondere die complicirten, wie Springen, Schwimmen u. a. ungeordnet, ungeschickt, atactisch, und ebenso zeigt die pathologische Beobachtung bei der Tabes dorsalis (Rückenmarksdarre), welche mit Entartung der hinteren Rückenmarkswurzeln einhergeht, dass solche Kranke ihre Glieder, an denen die Empfindlichkeit sehr herabgesetzt ist, in der Regel zu excessiv und schleudernd bewegen und ohne Zuhilfenahme des Gesichtssinnes beim Stehen ihr Gleichgewicht nicht erhalten können. Dass nicht die mangelnde Hautempfindlichkeit die wesentliche Ursache für die Ataxie ist, ergibt sich nach Cl. Bernard daraus, dass Frösche auch noch nach Abziehen der Haut z. B. der Hinterbeine, letztere, von denen sie doch keine Hautempfindungen mehr erhalten, geordnet bewegen und complicirte Bewegungen viel geschickter ausführen, als solche, denen die zu den Hinterbeinen gehenden hinteren Nervenwurzeln durchschnitten sind.

Magendie (1822) hat gegen das Bell'sche Gesetz die Erfahrung angeführt, dass bei Säugethieren auch auf Reizung der vorderen Rückenmarkswurzeln sich neben den Muskelzuckungen zuweilen Schmerzäusserungen kundgeben. Indess sind diese sensiblen Nerven nach Schiff und Cl. Bernard nur solche, deren Fasern mit den hinteren Wurzeln austreten, im gemeinsamen Nervenstamm umbiegen, in den vorderen Wurzeln weiter aufwärts laufen und die Häute des Rückenmarks mit Empfindungsfasern versehen. Es erweist sich nämlich nach querer Durchtrennung der vorderen Wurzeln zwischen Rückenmark und gemeinsamem Nervenstamm nur das periphere Ende empfindlich, nicht das centrale; andererseits erlischt die Sensibilität der intacten vorderen Wurzeln, sobald man die hinteren Wurzeln durchschneidet. Man nennt deshalb diese Erscheinung: die rückläufige Empfindlichkeit (sensibilité récurrente).

Die Bedeutung des Ganglion der hinteren Spinalwurzeln (Spinalganglien) hat Waller (1851) aufgedeckt. In den Ganglien sind in den Verlauf vieler Würzelfasern Nervenzellen (Ganglienzellen, S. 425) eingeschaltet. Die vom Centrum abgetrennten Nerven z. B. die peripheren Stümpfe durchschnittener Nerven unterliegen alsbald der fettigen Degeneration (S. 408). Es bleibt eine Nervenfaser nur dann auf die Dauer erhalten, wenn sie mit ihrem Centralapparat in continuirlicher Verbindung steht. Waller hat nun gezeigt, dass die sensiblen Nerven nicht im peripheren, sondern im centralen Abschnitt degeneriren, wenn man die hinteren Spinalwurzeln zwischen Rückenmark und Ganglion durchschneidet. Demnach spielt das Ganglion für die Erhaltung

der sensiblen Fasern die gleiche Rolle, wie das Rückenmark für die vorderen oder motorischen Wurzelfasern d. h. das Ganglion bildet das trophische Centrum für die hinteren oder sensiblen Spinalwurzeln (vergl. S. 426).

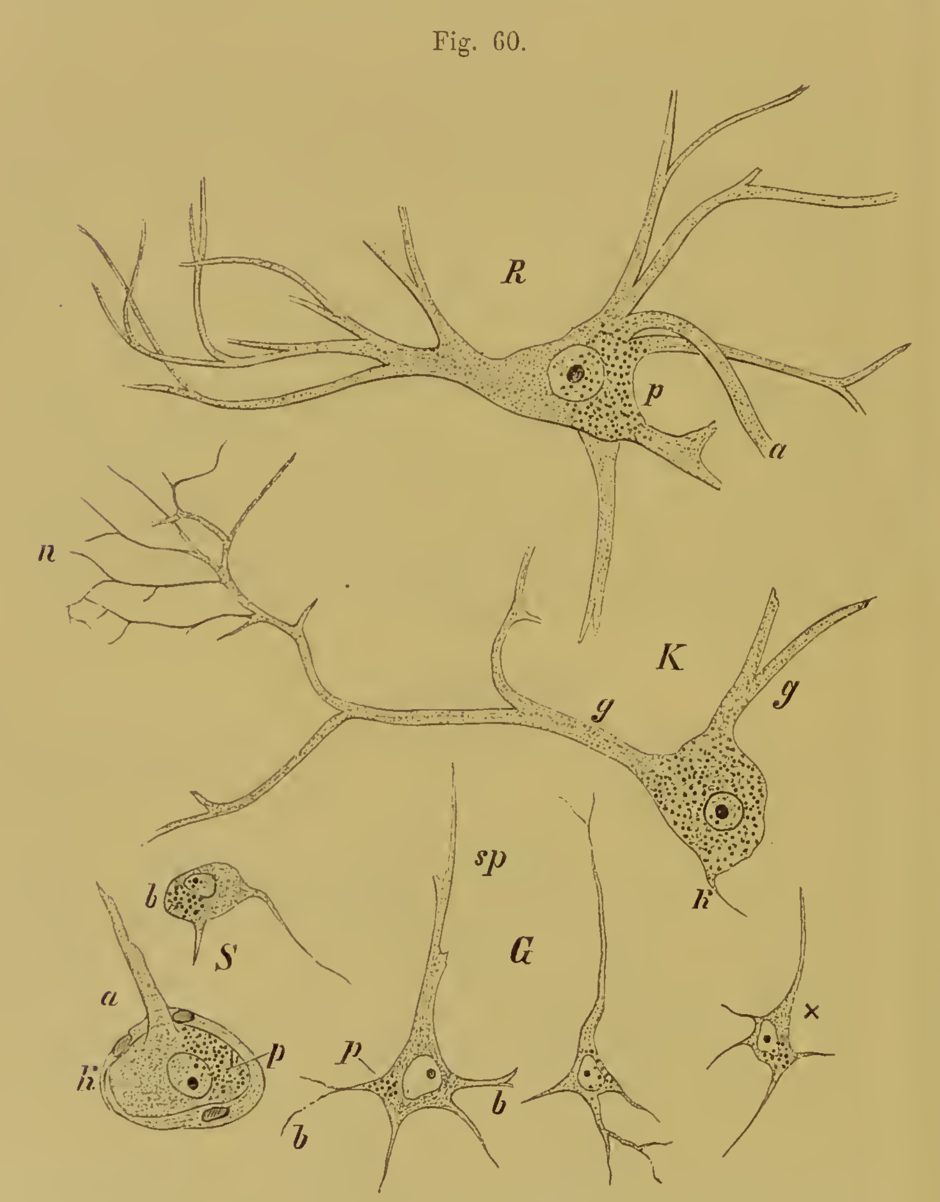
Die Lehre von dem peripheren Verlauf und der Verbreitung der einzelnen Rückenmarksnerven ist Gegenstand der speciellen Nervenanatomie. In Hinsicht des Verbreitungsmodus sind folgende Gesichtspunkte bemerkenswerth: Von den Spinalnerven werden sämmtliche quergestreiften (willkürlich beweglichen) Muskeln des Rumpfes und der Extremitäten mit motorischen Fasern, die gesammte Haut, die Fascien und die Muskeln dieser Theile mit sensiblen Fasern versorgt. Es beschränkt sich die Verbreitung der einzelnen Nerven nur auf Theile der mit den resp. Nerven gleichseitigen Körperhälfte; die Mittellinie des Rückens und der Vorderfläche des Rumpfes bilden scharfe Grenzen für die Verbreitung der link- und rechtseitigen Spinalnerven. Stets treten die einen höher gelegenen Theil versorgenden Nerven auch höher oben vom Rückenmark ab als solche, die zu einem tieferen Theil des Körpers gehen. Dabei wird aber nach Eckhard's Untersuchungen ein Muskel in der Regel nicht von einer vorderen Wurzel, sondern von zwei oder mehreren benachbarten Wurzeln aus innervirt. Für functionell zusammengehörige Muskelgruppen (Arm- resp. Beinmuskeln) entspringen die zugehörigen Nerven meist aus einer circumscripten Partie des Rückenmarks (Hals- resp. Lendenanschwellung). Aehnlich verhält es sich auch mit den sensiblen Rückenmarksnerven, welche die Empfindlichkeit der Haut des ganzen Körpers excl. des Gesichts und Vorderkopfes vermitteln. Ausserdem werden einzelne Eingeweide: Harnblase, Uterus, Samenleiter, die Gefässe und die Schweissdrüsen von Rückenmark aus innervirt.

Rückenmark.

Wir werden später das Gehirn als den Sitz des Willens und der Empfindung erkennen; vom Gehirn aus wird die Anregung zur Bewegung gegeben durch etwas, das uns unbekannt ist und das wir „Willen" nennen, und ebenso kommt im Gehirn die durch die sensiblen Wurzelfasern zugeleitete Erregung uns als Empfindung zum Bewusstsein. Es müssen also zwischen dem Gehirn und den vom Rückenmark abtretenden Nervenwurzeln Leitungsbahnen vorhanden sein, und diese enthält das Rückenmark. Durchschneidet man das Rückenmark in beliebiger Höhe, so werden stets diejenigen Körpertheile, welche von Nervenfasern versorgt werden, die unterhalb des Schnittes gelegen sind, bewegungs- und empfindungslos; der Wille vermag auf sie nicht einzuwirken, ebenso wenig wird sensible Erregung dieser Theile empfunden. Wird beim Frosch das Rückenmark in der Höhe des 6. Wirbels quer durchschnitten, so vermag das Thier seine Hinterbeine willkürlich nicht zu bewegen, ebensowenig erhält es von diesen Theilen eine Empfindung. Wird

der Schnitt beim Frosch in der Höhe des 2. Wirbels angelegt, so sind auch die Vorderextremitäten gelähmt und empfindungslos. Indess ist das Rückenmark nicht nur Leiter zwischen Gehirn und peripherem Nervensystem, vielmehr fungirt es auch als Centralorgan. Unter „Centralorgan" versteht man diejenigen Nervenapparate, von denen selbstständige Einwirkungen auf die Nerven ausgehen, während die letzteren nur Leitungsbahnen der Erregung vorstellen. Anatomisch sind die Centralorgane von den Nervenstämmen durch das Vorkommen von Nerven- oder Ganglienzellen unterschieden. Bei Säugethieren, Vögeln, Fischen, Reptilien und Amphibien lässt sich das Central-

Fig. 60.



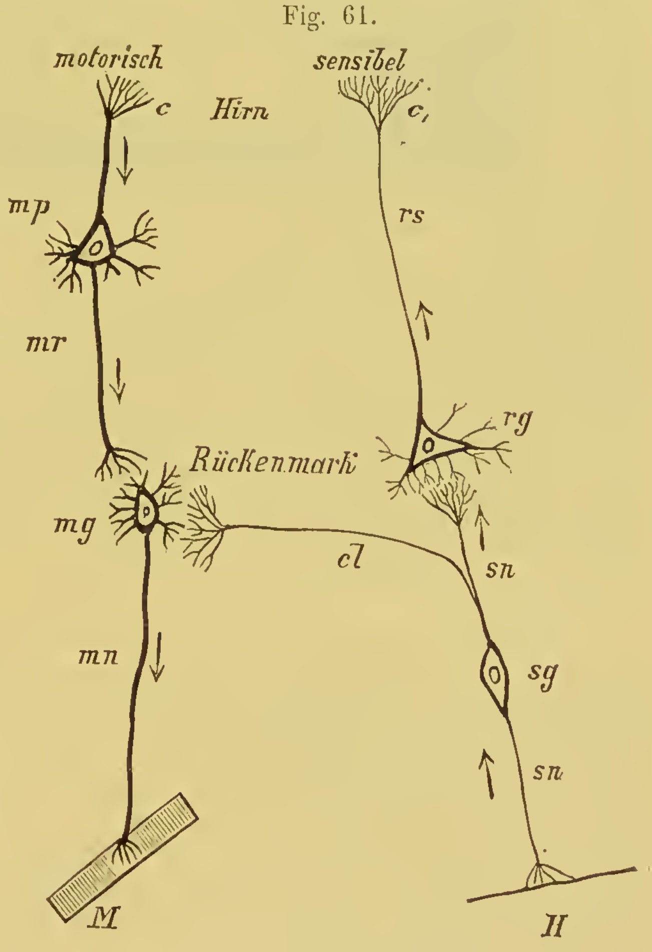
Ganglienzellen. R aus einem Vorderhorn des Rückenmarks. K Purkinje'sche Zelle der Kleinhirnrinde (Hirschgeweihform). G Zellen der Grosshirnrinde. S Zellen aus einem Ganglion des Sympathicus.

organ immer auf das Rückenmark mit einem mehr oder weniger entwickelten Gehirn zurückführen.

Die Ganglienzellen oder Ganglienkugeln (von $^1/_{100}$—$^1/_5$ Mm. Grösse) sind kuglige, ovale, spindel- oder birnförmige Gebilde (Fig. 60), die aus feinkörnigem Protoplasma bestehen und meist der Zellmembran entbehren. Sie enthalten einen ovalen bis runden, verhältnissmässig grossen Kern und ein meist einfaches Kernkörperchen. Aus dem Zellleib treten zwei oder mehr Ausläufer heraus; man bezeichnet danach die Ganglienzellen als bipolare (solche kommen z. B. im Spinalganglion [S. 422] vor), tripolare und multipolare. Von jeder Zelle (R) entspringt ein etwas steifer, gerade gerichteter langer, sich nicht verästelnder Fortsatz, der Nerven-(Axencylinder-)Fortsatz (a), der unmittelbar in eine Nervenfaser übergeht, sich mit Mark umgibt und weiterhin auch ein Neurilemm erhält. Die übrigen Fortsätze, die Protoplasmafortsätze oder Dendriten, verästeln sich reichlich, verbinden sich mit ebensolchen Verzweigungen benachbarter Ganglienzellen und erhalten nie Nervenmark. Die Ganglienzellen und Nervenfasern der Centralorgane sind in eine sehr zarte reticuläre Bindesubstanz eingebettet, den Nervenkitt oder Neuroglia.

In chemischer Hinsicht ist hervorzuheben, dass die graue Substanz nach Langendorff eine alkalische Reaction zeigt, die beim Ersticken oder beim Absterben schnell in eine saure umschlägt. Die graue Substanz ist ferner viel wasserreicher als die weisse (S. 400), sie enthält bis 82 pCt. Wasser, also nur 18 pCt. fester Stoffe, darunter kaum 0,3 pCt. anorganische Salze (phosphorsaure Alkalien und Erden, Chlornatrium, Eisenoxyd). Fast die Hälfte der festen Stoffe besteht aus Eiweiss und Leim, etwa $^1/_3$ aus Protagon und Cholesterin. Die graue Substanz ist also doppelt so reich an Eiweissstoffen, aber nur etwa halb so reich an Fettkörpern als die weisse Substanz.

Fig. 61.



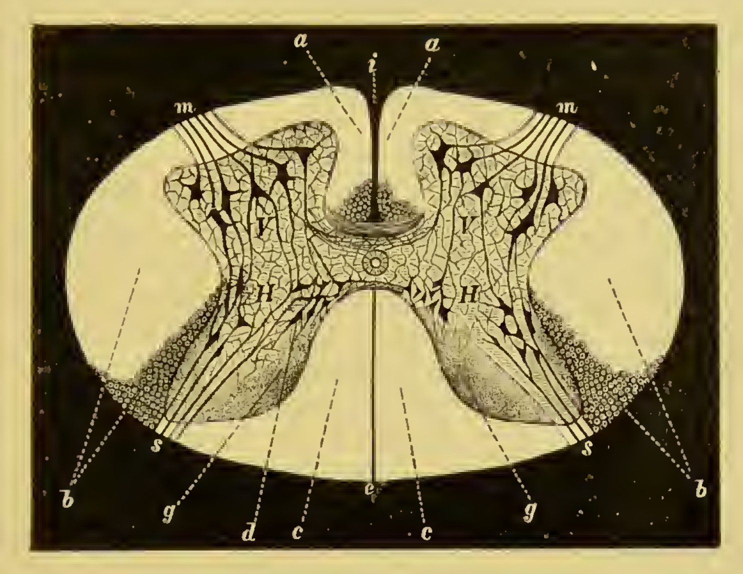
Neurone, schematisch.

Neuronenlehre. Nach neueren Untersuchungen von Golgi, Ramón y Cajal u. A. ist das ganze Nervensystem aus gewissen Nerveneinheiten, Waldeyer's „Neuronen" aufgebaut. Das Neuron besteht 1. aus der Ganglienzelle, 2. den Protoplasmafortsätzen (Dendriten) mit ihren feinspitzigen Endverästelungen „Endbäumchen", 3. dem Nervenfortsatz (Axencylinderfortsatz, Neurit) und seinen Collateralen, die sämmtlich mit Endbäumchen enden. Die Endbäumchen der Nervenfortsätze eines Neurons und der Dendriten eines anderen, ebenso wie die Dendriten der benachbarten Neurone sollen weder confluiren noch anastomosiren, bilden vielmehr einen Nervenfilz. Das gesammte Nervensystem besteht nur aus einer Kette solcher contactartig verbundener Neurone. So besteht ein solches centripetal leitendes (sensibles) Neuron erster Ordnung (vergl. Fig. 61) aus dem Spinalganglion sg, dem in der Haut H endenden Nerven, dem Nervenfortsatz und dessen Collateralen cl. An dieses Neuron erster Ordnung schliesst sich ein zweites, bestehend aus der Ganglienzelle rg, deren Endbäumchen mit den Endbäumchen des ersten Neurons contactartig verbunden sind (im Hinterhorn des Rückenmarks gelegen) und dem im Hirn c, endigenden Endbäumchen des Nervenfortsatzes rs. Das centrifugal leitende (motorische) Neuron besteht aus der Nervenzelle mg (im Vorderhorn des Rückenmarks) mit ihren Endbäumchen und dem Nervenfortsatz mn, der zum Muskel M geht. Auch an dieses Neuron schliesst sich ein zweites an, der Art, dass die vom Hirn c kommende Erregung durch mp und mr auf das erste Neuron fortgeleitet wird. Jedes Neuron stellt, entwicklungsgeschichtlich betrachtet, eine Einheit vor, insofern aus einer embryonalen Nervenzelle (Neuroblast) der Nervenfortsatz und die Protoplasmafortsätze herauswachsen, daher auch die Zelle des Neurons das sog. trophische Centrum des Nervenfortsatzes bildet (vergl. S. 422). Somit erhält kein einziger Muskel seinen Impuls vom Gehirn auf directem Wege, sondern, der Einrichtung der Zwischenstationen in der Telegraphie, der sog. Relais, vergleichbar, sind auch in den Leitungsdrähten des Körpers derartige Stationen vorhanden. Das Gleiche gilt für die Leitung der sensiblen Erregung zum Hirn.

Bau des Rückenmarks. Auf Querschnitten des Rückenmarks (Fig. 62) erkennt man eine periphere weisse und eine centrale graue Substanz, welch' letztere ungefähr die Gestalt eines H hat, dessen Grundstriche geschwungen sind. Man unterscheidet an ihr einen mittleren Theil und zwei Paar Hörner, die vorderen Hörner VV und die hinteren Hörner HH. In ihrer Mitte, in der Axe des Rückenmarks zeigt sich der Durchschnitt des Centralcanals. Die graue Substanz zeigt in den Vorderhörnern zahlreiche ausnehmend grosse und mit vielen Ausläufern versehene Ganglienzellen (Fig. 60, R), die der hinteren Hörner sind kleiner, haben weniger (höchstens 3—5) Fortsätze und liegen mehr am mittleren Theile (Clarke'sche Säulen, d); der peripherste Theil der Hinterhörner entbehrt ganz der Ganglienzellen und ist medianwärts von einer gallertartigen Bindesubstanz g (Substantia gelatinosa Rolando) erfüllt. Ausser den Ganglien

finden sich in den Hörnern Nervenfasern und zwar meist Nerven ohne Schwann'-sche Scheide (myelinhaltig und -frei), denen die Substanz ihr graues Aussehen verdankt; die quere Verbindung der beiderseitigen Vorderhörner wird durch die vordere graue Commissur, die der beiden Hinterhörner durch die hintere Commissur hergestellt. Die weisse Substanz wird durch die beiden Spalten, die breitere vordere Längsfurche i und die schmale hintere Fissur e

Fig. 62.



Querschnitt des Rückenmarks, schematisch.

in zwei, nur am Grunde der Fissuren zusammenhängende symmetrische Seitenhälften getrennt; in jeder dieser aus longitudinal verlaufenden markhaltigen Nervenfasern (im Querschnitt die sog. Sonnenbildchen ⊙ gebend) gebildeten Seitenhälften unterscheidet man drei Stränge: die Vorderstränge a a zu beiden Seiten der vorderen Längsfurche bis zur Abgangsstelle der vorderen Wurzeln m m reichend, die Seitenstränge b b zwischen beiden Wurzeln eingeschlossen und die Hinterstränge e c von den hinteren Wurzeln s s bis zur hinteren Fissur e sich ausdehnend. Die von der grauen Substanz kommenden Wurzelbündel durchsetzen die weisse Substanz in querer (auf dem Querschnitt horizontaler) und schiefer Richtung.

Die bindegewebige Stützsubstanz besteht aus einem Fachwerk reticulären Bindegewebes, dessen Maschen Nervenfasern, Ganglienzellen und Blutgefässe einschliessen; formloses Bindegewebe mit gallertiger Intercellularsubstanz findet sich einmal als Ringschicht unter dem Flimmerepithel des Centralcanals, Ependym genannt, dann in der Peripherie der Hinterhörner, der Substantia gelatinosa g.

Ueber das Verhalten der Wurzelfasern zur Rückenmarksubstanz ist Folgendes festgestellt: Sämmtliche Fasern der vorderen Wurzeln endigen in den Ganglienzellen der Vorderhörner. Diese Ganglienzellen selbst bilden mittels der Endbäumchen ihrer Protoplasmafortsätze ein reiches Netz, vermöge dessen diese Ganglien mit den benachbarten, mit den darunter und darüber liegenden Ganglien in Verbindung gesetzt sind. Von den recht-

seitigen Ganglien stehen einige durch die vordere graue Commissur in Verbindung mit denen der linken Seite. Complicirter ist die Endigung der hinteren Wurzelfasern. Die Protoplasmafortsätze der Ganglien der Hinterhörner bilden mittels der Endbäumchen einen Nervenfilz, durch den die Ganglien der Hinterhörner und zwar einmal mit denjenigen, welche in demselben Querschnitt gelegen sind, sodann mit den darunter und darüber gelegenen in Verbindung stehen. In diesem Nervennetz der Hinterhörner endet ein Theil der hinteren Wurzelfasern ss mit seinen Endbäumchen, welche die Ganglienzellen der Hinterhörner contactartig umfassen; ein anderer Theil zieht durch die graue Substanz bis zu den Ganglien der Vorderhörner. Ein Theil der hinteren Wurzelfasern endlich steigt in den weissen Hintersträngen direct zum Gehirn auf.

Reflexbewegungen. Nach Abtrennung des Rückenmarks vom Hirn können die Muskeln, welche von, unterhalb des Schnittes gelegenen Nervenfasern versorgt werden, nicht willkürlich bewegt werden, und ebensowenig kann von unterhalb des Schnittes gelegenen Theilen eine Empfindung zu Stande kommen. Prüft man nun bei einem Frosch, dem man z. B. das Rückenmark in der Höhe des 2. Wirbels quer durchtrennt hat, die Sensibilität der Hinterextremitäten, indem man dieselben berührt oder kneipt, so sieht man, scheinbar dem entgegen, Bewegungen an den Hinterbeinen, nicht selten zugleich an den Vorderbeinen auftreten. Aber diese Bewegungen sind nicht etwa als Reactionsbewegungen auf die Empfindung aufzufassen, denn eine solche kann ja nicht zu Stande kommen. Die durch die hinteren Wurzelfasern in's Rückenmark eintretende und in ihm aufwärtslaufende Erregung findet an der Grenze des Schnittes einen Halt und kann sich nicht bis zum Gehirn, dem Sitz des Bewusstseins fortpflanzen. Vielmehr ist der Vorgang hierbei, wie insbesondere Marshall Hall und Johannes Müller (1833) ermittelt haben, der, dass die Erregung in den gereizten sensiblen Fasern aufwärts läuft, durch hintere Wurzelfasern in's Rückenmark eintritt und hier die Uebertragung auf motorische Fasern erfolgt, sodass die Erregung nunmehr durch vordere Wurzelfasern vom Rückenmark herab zum Muskel hinunterläuft. Eine solche, ohne Zuthun des Willens zu Stande kommende Uebertragung der Erregung von sensiblen auf motorische Fasern lediglich unter Vermittlung eines Centralorgans (Rückenmark, Gehirn oder Ganglien) heisst Reflexbewegung. Zerstörung des Rückenmarks hebt die Reflexbewegungen auf. Reizung irgend welcher sensiblen Nerven führt keine Reflexbewegung mehr herbei, sobald man den Rückenmarksabschnitt, in den jene durch die hinteren Wurzeln eintreten, zerstört oder die entsprechenden hinteren Wurzeln durchschneidet. Es tritt keine Reflexbewegung auf, wenn der periphere Stumpf der durchschnittenen hinteren Wurzeln gereizt wird, wohl aber auf Reizung des centralen Stumpfes. Für das Zustandekommen der Reflexbewegungen ist indess nicht die vollständige Integrität des Rückenmarks erforderlich. Man kann das Rückenmark beliebig verkürzen und erhält

immer noch von dem so verkürzten Mark Reflexbewegungen; zur Erzeugung von Reflexbewegungen genügt ein Rückenmarksegment, in das eine einzige sensible Wurzel eintritt und eine motorische austritt, nur muss der Schnitt so geführt sein, dass dabei nicht die Wurzelfasern auf ihrem Querwege durch das Rückenmark durchschnitten sind. Man kann endlich das Rückenmark von der hinteren Längsfissur aus in zwei Hälften spalten und erhält dann auf Reizung linker Körpertheile noch linkseitige, auf Reizung rechter Körpertheile noch rechtseitige Reflexbewegungen. Zum Zustandekommen einer Reflexbewegung bedarf es nur des sog. Reflexbogens, der (schematisch) aus einer sensiblen Faser besteht, die zu einer Ganglienzelle geht, von welcher sich die motorische Faser zu dem resp. Muskel begibt. Im Sinne der modernen Neuronentheorie (S. 426) ist ein sensibles Neuron erforderlich (vergl. Fig. 61, S. 425), aus Nervenfaser sn und Spinalganglion sg bestehend, deren Collaterale cl mittelst ihres Endbäumchens contactartig in Verbindung steht mit dem motorischen Neuron: Ganglienzelle mg nebst Nervenfortsatz mn, der zum Muskel M geht.

Zur Uebertragung der in sensiblen Fasern ankommenden Erregung im Rückenmark auf motorische Fasern bedarf es nach v. Helmholtz (1854) einer messbaren Zeit „Reflexzeit", die im Mittel $^1/_8$ Sek. beträgt.

Fixirt man einen Frosch, dem man das Rückenmark vom Hirn getrennt hat „Reflexpräparat", in geeigneter Weise und spannt den Gastrocnemius im Myographion ein, sodass der Muskel seine auf Reizung eintretende Verkürzung auf einer vorbeibewegten berussten Platte (Fig. 58, S. 403) selbst aufzeichnet, und man reizt dann den freigelegten, aber noch mit dem Rückenmark wie mit dem Bein in unversehrter Verbindung gelassenen Stamm des N. ischiadicus durch einen Oeffnungsinductionsschlag, so erhält man zunächst eine Zuckung, die der directen Erregung der motorischen Fasern des Ischiadicus ihre Entstehung verdankt. Ausserdem läuft die Erregung in den sensiblen Fasern aufwärts zum Rückenmark, wird dort auf motorische Fasern übertragen, und so kommt es zu einer zweiten, einer Reflexzuckung, welche der ersteren zeitlich nachfolgt. Das Zeitintervall zwischen beiden Zuckungen beträgt ca. $^1/_{10}$ Secunde. In dieser Zeit würde die Erregung, falls dieselbe nur in der Bahn von Nervenfasern sich fortgepflanzt hätte (S. 404), $27 \times {}^1/_{10} = 2{,}7$ Mtr. zurückgelegt haben. Nun beträgt aber die Entfernung von der Reizstelle des Ischiadicus bis zum Rückenmark und von dort wieder zur Reizstelle zurück, höchstens $^1/_{13}$ jener berechneten Länge; es ist also $^{12}/_{13}$ der Reflexzeit für die Uebertragung der sensiblen Erregung im Rückenmark auf motorische Fasern verbraucht worden.

Diese Erfahrung steht in Uebereinstimmung mit dem oben aufgestellten Satz, dass im Rückenmark die Uebertragung der Erregung von sensiblen auf motorische Fasern nicht direct, sondern durch Vermittlung von Ganglienzellen (der motorischen Neurone) statthat; deshalb ist für diese Uebertragung eine mindestens zehn-

mal so lange Zeit erforderlich, als wenn diese Uebertragung einfach durch Uebergang der Erregung von sensiblen auf mit letzteren unmittelbar verbundene motorische Fasern zu Stande käme.

Geordnete Reflexbewegungen. Für die Reflexbewegungen ist charakteristisch, dass selbst der beschränkteste leiseste sensible Reiz niemals nur eine einzige motorische Faser, sondern eine grössere Anzahl derselben reflectorisch erregt, und zwar sind dies in der Regel functionell zusammengehörige Fasergruppen. Meist gerathen so functionell coordinirte Muskeln nach einander in Thätigkeit. Unter Coordination der Bewegungen versteht man die geordnete Verbindung mehrerer Einzelbewegungen, deren jede auch für sich zu Stande kommen kann, zu einer Gesammtleistung, die in Hinsicht des dadurch erreichten Erfolges den Eindruck der Zweckmässigkeit macht, so z. B. die Vereinigung verschiedener einzelner Bewegungen zu einer Hüpf- oder Sprungbewegung oder zu einer Abwehrbewegung u. A. m. Die Bewegungen sind je nach der Intensität des Reizes und dem Ort der Application sehr verschieden (S. 432). Da die hier zu betrachtenden Reflexbewegungen fast sämmtlich den Anschein der Zweckmässigkeit haben, nennt man sie auch wohl geordnete oder zweckmässige Reflexbewegungen.

Reflexkrampf. Das Zustandekommen der Reflexbewegungen wird begünstigt durch Einwirkung gewisser Stoffe, wie der Narcotica (Opium, Aether, Chloroform), besonders aber des Strychnin (des Alkaloids der Brechnuss) und des Picrotoxin (des Alkaloids der Kockelskörner). Werden diese Stoffe mit dem Blut dem Rückenmark zugeführt, so erhöhen sie die Disposition zu Reflexbewegungen, die Reflexerregbarkeit, in solchem Grade, dass die schwächsten Reize die intensivsten Bewegungen auslösen; die Reflexerregung verbreitet sich auf eine weit grössere Anzahl von Muskeln, ja sehr häufig gerathen alle vom Rückenmark versorgten Muskeln des Rumpfes und der Extremitäten gleichzeitig in Bewegung, und zwar nicht nur in eine schnell vorübergehende Contraction, sondern in anhaltende Zusammenziehung, in Tetanus. Man nennt deshalb diese Form der Reflexbewegungen: Reflexkrampf, Reflextetanus oder auch ungeordnete, unzweckmässige Reflexbewegungen. Schon die leiseste Berührung, Klopfen auf den Tisch, ein gelinder Luftzug etc. genügt, um bei einem mit Strychnin vergifteten Thiere oder bei einem an Tetanus erkrankten Menschen oder Thiere einen Reflexkrampf der gesammten Körpermuskeln hervorzurufen.

Nach scheinbar unbedeutenden Verletzungen nervenreicher Organe, insbesondere des Nagelbettes, kann, hervorgerufen durch mit Fremdkörpern eingedrungene Kleinlebewesen, welche ein Gift (Toxin) produciren, bei Menschen und Thieren ein dem Strychninkrampf analoger Zustand auftreten, bei dem eine jede Berührung allgemeinen Muskeltetanus auslöst (Tetanus traumaticus). Zunächst gerathen die Kaumuskeln in eine schmerzhafte Spannung, die sich zu

einem Krampf verstärkt, sodass es vollständig unmöglich wird, den Mund zu öffnen; diesen Zustand von Tetanus der Kaumuskeln nennt man „Trismus". Darauf werden folgeweise die Muskeln des Nackens, der oberen Extremitäten, der Brust, des Bauchs und der unteren Extremitäten tetanisch contrahirt.

Die Ausbreitung der Reflexbewegungen anlangend, haben sich folgende Gesetzmässigkeiten ergeben (Pflüger's Reflexgesetze): Wenn auf schwache sensible Reizung Reflexbewegung nur auf einer Körperhälfte erfolgt, so ist es ausnahmslos diejenige Körperhälfte, der auch der gereizte sensible Nerv angehört „Gesetz der gleichseitigen Leitung für einseitige Reflexe". Breitet sich bei starker sensibler Reizung die Erregung im Rückenmark auch auf die andere Körperhälfte aus, so werden auf dieser Seite nur solche Muskeln in Thätigkeit gesetzt, welche auf der direct gereizten Seite schon thätig gewesen sind „Gesetz der Reflexsymmetrie". Sind die doppelseitigen Reflexbewegungen von ungleicher Stärke, so finden die stärkeren Bewegungen allemal auf der direct gereizten Seite statt „Gesetz des ungleich intensiven Auftretens bei doppelseitigen Reflexen". Wird irgend eine sensible Faser der Haut gereizt, so werden zunächst die Muskeln in Thätigkeit versetzt, deren Nerven im Rückenmark in gleicher Höhe mit der gereizten sensiblen Faser entspringen. Strahlt von hier aus der Reflex weiter, so nimmt er zunächst seinen Weg nach oben, es gerathen folgeweise die Muskeln in Thätigkeit, deren Nerven näher dem verlängerten Mark entspringen. Erst wenn die Erregung in letzterem angekommen ist, kann die Ausbreitung von der primär erregten Stelle des Rückenmarks nach abwärts erfolgen „Gesetz der Reflexirradiation". Die Verbreitung der Reflexerregung im Rückenmark auf die andere Seite sowie nach oben und nach unten wird durch die Endbäumchen der Neurone vermittelt.

Bei der allseitigen Verknüpfung der Ganglienzellen durch die Endbäumchen der Protoplasmafortsätze müssten, so könnte man denken, durch eine jede im Rückenmark anlangende Erregung sofort sämmtliche Muskeln des Körpers reflectorisch in Thätigkeit versetzt werden. Doch ist dies nicht der Fall. Schwache Reize haben nur eine schwache Reflexbewegung weniger Muskeln des gereizten Theiles zur Folge. Ganz schwache Reize, die einzeln unwirksam sind, können bei genügend schneller Aufeinanderfolge (etwa 3 Reize in der Secunde) nach Rosenthal durch Summation Reflexe auslösen; die kräftigste Wirkung wird durch 16 Einzelreize in der Secunde erzielt. Je stärker der Reiz ist, desto weiter verbreitet sich die Erregung im Rückenmark. Man hat sich hiernach vorzustellen, dass die Fortleitung der Erregung von den Ganglienzellen, die mit den gereizten sensiblen Fasern zunächst in contactartiger Verbindung stehen, auf die benachbarten sowie die darüber und darunter liegenden einen Widerstand zu überwinden hat und dadurch einen Verlust ihrer Intensität erleidet. Jede weitere Ganglienzelle setzt der Fortleitung einen neuen Widerstand, und so kommt es, dass bei schwachen Reizen die Erregung im Rückenmark bereits erlischt, nachdem nur wenige Ganglienzellen, und zwar die der direct gereizten nächstgelegenen, erregt worden sind. Je stärker der

Reiz, desto grössere Widerstände kann die Erregung überwinden, desto weiter verbreitet sich daher die Reflexerregung. Infolge der Strychninvergiftung werden wahrscheinlich die Widerstände für die Fortleitung der Erregung auf ein Minimum verringert, daher schon die schwächste sensible Erregung allgemeine Reflexkrämpfe auszulösen vermag.

Die geordneten Reflexbewegungen enthaupteter Thiere sind je nach der Applicationsstelle, der Intensität, Art und Dauer der Reizung verschieden. Enthauptete Frösche sitzen meist mit an den Leib angezogenen Schenkeln. Streckt man den Schenkel aus, so erfolgt eine Beugung in allen Gelenken, infolge deren der Schenkel wieder an den Leib angezogen wird. Kneipt man den Fuss des hockenden Frosches mit einer Pincette, so erfolgt eine Streckung in den Gelenken zunächst dieses Schenkels, dann auch des Schenkels der anderen Seite, der Frosch sucht gleichsam das quälende Instrument fortzustossen. Betupft man die Haut des Schenkels mit chemischen Reizen (verdünnte Essigsäure), so erfolgt eine Beugung in allen Gelenken; der Frosch macht Wischbewegungen, sucht mit dem Rücken des Fusses dieser Seite die Säure abzuwischen; nicht selten nimmt er auch den Fuss der anderen Seite zur Hilfe.

Die Reflexthätigkeit des Rückenmarks tritt nur am enthirnten Thiere im vollsten Umfang in die Erscheinung, weil, wie wir noch erfahren werden (S. 457), vom Gehirn ein hemmender Einfluss auf die Reflexbewegungen ausgeht. Deshalb ist jedesmal, sobald die Hirnthätigkeit durch betäubende (narcotische) Stoffe (Opium, Chloroform, Aether, Alcohol) vorübergehend ausser Function gesetzt ist, die Reflexerregbarkeit gesteigert, unter Umständen bis zum Reflexkrampf. Ebenso ist nach Trennung oder vollständiger Compression des Rückenmarks in beliebiger Höhe die Reflexthätigkeit für den dahinter gelegenen Abschnitt beträchtlich gesteigert.

Man hat wohl auch die Reflexbewegungen in: physiologische, pathologische und toxische eingetheilt. Zu den physiologischen zählt man die geordneten (S. 430), insbesondere diejenigen, durch welche eine Reihe der lebenswichtigsten Vorgänge des Thierkörpers maschinenmässig (ohne unser Zuthun) ablaufen, wie solche vom Lenden- und unteren Brustmark (S. 433), vom verlängerten Mark (S. 439) und von den Vierhügeln des Gehirns (S. 454) ausgelöst werden. Zu den toxischen Reflexen rechnet man die oben als Reflexkrampf (S. 430) bezeichneten Erscheinungen. Gewissermassen auf der Grenze zwischen physiologischen und pathologischen Reflexen steht der Vorgang des Erbrechens (S. 145); als pathologische Reflexe hat man das Erbrechen auf den Reiz von Gallen- und Nierensteinen, die Pupillenerweiterung auf Wurmreiz und das Einwärtsschielen (Strabismus convergens) bei erschwertem Zahnen kleiner Kinder angesprochen.

Centren im Rückenmark. Dass auf den schwächsten Hautreiz nicht eine einfache Reflexzuckung, sondern eine geordnete Reflexbewegung, und zwar das eine Mal eine Beuge-, das andere Mal eine Streckbewegung, bald eine Adduction, bald eine Abduc-

tion reflectorisch zu Stande kommt, hängt damit zusammen, dass im Rückenmark an verschiedenen Stellen Centren gelegen sind d. h. Gruppen von Ganglienzellen, welche mit einer Reihe von Nervenfasern, die einer bestimmten Bewegung vorstehen, inniger verknüpft sind, daher sobald auch nur eine einzige Ganglienzelle der Gruppe erregt wird, die Erregung auf die gesammten zu dieser Gruppe gehörigen Ganglienzellen fortschreitet. Legt man am Rückenmark eines Frosches von Wirbel zu Wirbel je einen Querschnitt an, so sieht man bei dieser mechanischen Reizung des Marks in der Höhe des 2. Wirbels nur Adduction der Vorderextremitäten, in der Gegend des 3. Wirbels Abduction der Vorderextremitäten, in der Gegend des 5. Wirbels nur Beugung und in der Höhe des 6.—7. Wirbels Streckung der Hinterextremitäten auftreten. Es liegt also zu oberst ein Centrum für die Adduction, darunter eins für die Abduction der Arme; weiter folgt ein Centrum für die Beugung und noch tiefer eins für die Streckung der Beine.

Die Adductionscentren der Arme besitzen bei einer Reihe von Thieren z. B. den Fröschen eine besondere Bedeutung für den physiologischen Vorgang der Begattung. Bei der Begattung setzt sich das Männchen auf den Rücken des Weibchens und umfasst dieses mit seinen Vorderextremitäten mittels einer Adductionsbewegung; diese ist rein reflectorisch, denn man kann dem Männchen den Kopf abschneiden, ohne dass die Umarmung aufhört; erst wenn das Rückenmark bis zum zweiten Wirbel zerstört ist, lässt der Frosch das Weibchen los. Die mechanische Reizung der Brusthaut des Männchens an der Rückenhaut des Weibchens bildet den sensiblen Reiz, der reflectorisch die Adductionscentren der Arme erregt. Denn man kann nach Goltz auch an einem Froschpräparat, das nur aus dem Brustkorb (dem Schultergürtel) und den vorderen Extremitäten mit dem oberen Theil des Rückenmarks besteht, durch Reizung der Brusthaut kräftige Adductionsbewegung hervorrufen; es bilden also die Nerven der Brusthaut die sensible Bahn für die in der Höhe des 2. Wirbels gelegenen Adductionscentren; man nennt die letzteren in Rücksicht auf die geschilderte Function wohl auch die „Begattungscentren".

Es finden sich ferner im Rückenmark eine Reihe von Centren für geordnete Reflexbewegungen, welche gewisse wichtige Functionen des Thierkörpers beherrschen, so das Centrum für den Blasenschluss (Centrum vesico-spinale), das Centrum für den Mastdarmschluss (Centrum ano-spinale), das Centrum für die Ejaculation und das für den Geburtsakt (Centrum genito-spinale).

Aus dem Umstand, dass auch noch in der Leiche nicht selten die Harnblase mässig gefüllt ist, geht hervor, dass bis zu einem gewissen Grade der Blasenschluss ohne jede Muskelthätigkeit erfolgt, und zwar geschieht dies durch die Elasticität des M. sphincter vesicae, welche einer mässigen Dehnung der Blase durch deren Inhalt das Gleichgewicht hält (S. 245). So kann man beim todten Hunde vom angeschnittenen Ureter aus die Blase bis zu 20 Ctm.

Wasserhöhe füllen, ohne dass etwas ausfliesst. Erhöht man den Wasserdruck, so giebt der Blasenschluss nach. Beim lebenden Hund kann man die Blase vom Ureter aus unter einem 4—6 mal so hohen Wasserdruck anfüllen, ohne dass der Verschluss aufhört. Dieser Verschluss kommt beim lebenden Thiere also zu Stande: in dem Maasse, als der Inhalt der Blase zunimmt, werden die Blasenwandungen und damit auch die in letzteren verlaufenden sensiblen Nerven gedehnt; je stärker diese Dehnung wird, eine desto stärkere sensible Erregung läuft zum Rückenmark hinauf, und desto stärker werden die zum Sphincter tretenden motorischen Fasern reflectorisch erregt, desto kräftiger contrahirt sich der Sphincter und verwehrt dem Blaseninhalt den Austritt. Erreicht der Druck des Inhaltes eine bestimmte Höhe (etwa 120 Ctm. Wasserdruck), so vermag der Sphincter nicht länger den Blasenhals zu verschliessen, der Inhalt läuft so lange aus, bis der Druck wieder auf jene Höhe gesunken ist, welcher der reflectorisch contrahirte Sphincter das Gleichgewicht zu halten vermag. Das Centrum für den Blasenschluss liegt beim Hunde nach Budge sowie Nawrocki in der Höhe des 5. Lendenwirbels. Durchschneidet man das Lendenmark in dieser Höhe, so hört der active Blasenverschluss auf. Alsdann kann die Blase beim lebenden Thier nicht stärker gefüllt werden als an der Leiche. Die sensible Bahn für diesen Reflexvorgang bilden die Nn. vesicales (vom Plexus hypogastricus und pudendus), die motorischen Fasern treten durch die 2. und 3. vordere Sacralwurzel vom Rückenmark ab und in die Bahn der Nn. erigentes über. — Das Harnlassen (Contraction des M. detrusor urinae) ist dagegen ein willkürlicher Akt, kann aber auch reflectorisch durch Reizung der sensiblen Blasennerven (1.—4. hintere Sacralwurzel bez. Nn. hypogastrici vom Sympathicus) im Lendenmark ausgelöst werden (motorische Bahn: 2. und 3. vordere Sacralwurzel).

Ganz analog verhält sich der Schliessmuskel des Afters. Auch hier wird durch die Dehnung der Mastdarmwand seitens der sich ansammelnden Fäces eine sensible Erregung gesetzt, die reflectorisch eine mit der Stärke der Erregung wachsende Contraction des Sphincter ani zur Folge hat. Das Centrum ano-spinale liegt etwa in derselben Höhe wie das Centrum vesico-spinale. Beim Menschen liegen nach pathologischen Erfahrungen beide Centren in der Höhe der 3. und 4. Sacralwurzel. Die sensible Bahn bilden Fasern aus dem Plexus mesentericus inf. und dem Plexus haemorrhoidalis, die motorische Bahn: Fasern des Plex. pudendus. Beim Hunde hat Goltz beobachtet, dass nach Abtrennung des Lenden- vom Rückenmark der Sphincter ani externus sich um den in den Mastdarm eingeführten Finger rhythmisch contrahirt.

Der für die Begattung so wichtige Akt der Ejaculation des Samens sowie die die Austreibung der Frucht aus der Gebärmutter bewirkenden Zusammenziehungen des Uterus, die sog. Wehenthätigkeit, werden vom Rückenmark beherrscht. Die Centren für diese

Reflexakte liegen im obersten Theil des Lendenmarks. Für die Ejaculation bilden die sensible Bahn: der N. dorsalis penis, die motorische: die Nn. perinei, beide aus dem Plex. pudendus; in Thätigkeit gesetzt werden dabei die Mm. bulbo- und ischio-cavernosi. Für den Geburtsakt bilden Fasern vom Plex. uterinus die sensible, zur Uterusmusculatur gehende Fasern die motorische Bahn.

Sehnenreflexe. Nach Westphal und Erb rufen mechanische Reize (Klopfen) auf das zur Sehne des M. quadriceps femoris gehörige Lig. patellae Reflexzuckung im M. quadriceps hervor (Patellarreflex), ebenso Klopfen der Achillessehne Zuckungen im M. gastrocnemius und soleus (Achillessehnenreflex). Das Centrum für ersteren Reflex liegt im Lendenmark in der Höhe des 3. und 4. Lendennerven. Es handelt sich hier um Reizung der sensiblen Nerven der Sehne. Wenn auch mechanische Reize vorwiegend wirksam sind, so wird der Reflex doch auch durch electrische Reize (Inductionsstrom), wenn auch weniger prompt, ausgelöst.

Automatie im Rückenmark. Abgesehen von der bisher betrachteten Reflexthätigkeit wird dem Rückenmark „Automatie“ zugeschrieben, d. h. es werden an gewissen Stellen desselben selbstständig, ohne Zuthun des Willens und ohne von der Peripherie oder von anderen nervösen Theilen herkommende Anregung, motorische Nerven in Erregung versetzt. Die Automatie ist dadurch von den Reflexvorgängen geschieden, dass, während diese von der Peripherie aus durch sensible Reize erregt werden, bei jener die Erregung der Centren direct und unmittelbar erfolgt. Am häufigsten sind solche automatische Erregungen auf eine veränderte Beschaffenheit des jene Centren umspülenden Blutes zurückzuführen, die für die resp. Centren den Reiz abgiebt. So ist eine Zunahme im Gehalt des Blutes an Kohlensäure oder eine die Norm übersteigende Höhe der Bluttemperatur für die automatischen Centren als Reiz anzusehen; durch kohlensäurereiches oder überhitztes Blut werden die Centren des Rückenmarks, in noch höherem Grade, wie wir sehen werden, die des verlängerten Marks erregt.

Von derartigen Centren sei der spinalen Schwitzcentren und der Gefässcentren gedacht. Wir stossen hier zum ersten Mal auf Beeinflussung der Secretionen durch das Nervensystem. Gleichwie die motorische Nervenfaser bei ihrer Erregung die Thätigkeit der von ihr versorgten Muskelfasern auslöst, ebenso setzt die Erregung gewisser Nerven, die zu den Drüsen treten, letztere in Thätigkeit, und zwar durch directe Beeinflussung der Thätigkeit der Drüsenzellen. Solche centrifugal leitenden Nervenfasern nennt man: secretorische Nerven. Goltz hatte zuerst beobachtet, dass Reizung des peripheren Stumpfes vom durchschnittenen N. ischiadicus oder Plex. brachialis beim Hund in kurzem grosse Schweisstropfen auf der unbehaarten Haut der Zehenballen erscheinen lässt; da derselbe Erfolg nach Luchsinger noch volle

20 Min. nach der Amputation des Beins sich erzielen lässt, ist das Schwitzen durch Nervenerregung eine ächte Secretion, die Thätigkeit der Drüsenzellen direct abhängig von der nervösen Erregung. Da gesteigerte Schweisssecretion auf Ueberhitzen und Ersticken der Thiere auch noch nach Durchschneidung der hinteren Wurzelfasern zu beobachten ist, muss erstens die Einwirkung dieser Reize auf die graue Substanz des Rückenmarks stattfinden, und ferner müssen die secretorischen Nerven, gleichwie die motorischen, durch die vorderen Wurzeln das Rückenmark verlassen. Die Centren für die Schweissfasern der vorderen Extremitäten liegen bei jungen Katzen, die wegen ihrer ausserordentlichen Disposition zum Schwitzen sich in erster Linie für diese Versuche empfehlen, in der Höhe des 4. bis 6. Halswirbels, die für die hinteren Extremitäten zwischen 9. bis 12. Brustwirbel, und von ihnen treten die Schweissfasern nach Langley durch die 4. bis 10. Brustwurzel bezw. durch die 12. Brust- und 1. bis 3. Lendenwurzel ab. In ihrem peripheren Verlauf sind die Schweissfasern allgemein grösseren Nervenstämmen zugetheilt, für die Vorderpfote der Katze dem N. medianus und ulnaris, für die Hinterpfote dem N. ischiadicus. Abgesehen von den erwähnten directen Reizen können die Schweisscentren auch reflectorisch von der Haut und von sensiblen Nerven überhaupt in Erregung gesetzt werden (Reflexschwitzen).

Ferner enthält das Rückenmark vasomotorische Centren d. h. Centren, von denen aus die Thätigkeit der Gefässmuskeln beherrscht wird. Wahrscheinlich sind es mehrere, doch ist bisher nur die Lage des Gefässcentrums für die hinteren Extremitäten von Ostroumoff festgestellt, und zwar liegt dies im unteren Theil des Brustmarks und im oberen Theil des Lendenmarks. Diese Centren halten dauernd die Gefässe in einem mittleren Erregungszustand, den man den Gefässtonus nennt. Reizung dieser Centren führt zur Verengerung der mittelgrossen und kleinen Arterien und damit zur Drucksteigerung in den grossen Gefässstämmen (Art. femoralis, brachialis); nach Zerstörung dieser Centren erweitern sich die kleinen Arterien, und damit sinkt der Druck in den grossen Arterienstämmen. Es sind diese Centren gewissermassen nur Unterstationen des allgemeinen, den ganzen Körper beherrschenden vasomotorischen Centrum im verlängerten Mark (S. 442). Trennt man das Rückenmark vom Hirn, sodass das vasomotorische Centrum des verlängerten Marks ausgeschaltet ist, so erweitern sich die Gefässe am Rumpf und an den Extremitäten. Indess schon nach einigen Tagen kehren, wie Goltz gefunden, die Gefässe zu ihrer normalen Weite zurück, und erst, wenn das Rückenmark zerstört wird, erfolgt wieder eine nun dauernde Erweiterung der Gefässe ad maximum, ein Beweis, dass nach der Entfernung des Hirns der Gefässtonus vom Rückenmark beherrscht und regulirt wird. Die Nervenfasern, welche zu den Muskeln der Gefässe treten, verlassen das Rückenmark durch die vorderen Wurzelfasern (S. 421).

Auch diese Gefässfasern gesellen sich in ihrem weiteren Verlauf den grösseren Nervenstämmen: Ischiadicus, Ulnaris, Medianus zu.

Für die Bewegung der Lymphherzen (S. 194) enthält nach Volkmann und Heidenhain das Rückenmark automatische Centren. Die Lymphherzen pulsiren unabhängig vom Blutherzen und auch das rechtsseitige und linkseitige mit verschiedener Frequenz. Nach Zerstörung des Rückenmarks beim Frosch in der Höhe des 2. Wirbels stehen die vorderen Lymphherzen still, die hinteren nach Zerstörung des Marks in der Höhe des 8. Wirbels. Demnach wird die rhythmische Bewegung der Lymphherzen von im Rückenmark gelegenen Centren beherrscht.

Reflextonus. Man meinte früher, dass vom Rückenmark aus die Körpermuskeln beständig in einem geringen Grade von Contraction erhalten werden, und deutete diesen continuirlichen Erregungseinfluss vom Rückenmark aus, den man Muskeltonus nannte, als automatischen. Existirte dieser präsumptive mässige Erregungszustand, in welchem die Muskeln vom Rückenmark aus beständig erhalten werden, so müsste ein am unteren Ende losgeschnittener und belasteter Muskel des lebenden Thieres im Momente der Durchschneidung oder der Ertödtung seines Nerven durch kaustisches Ammoniak (S. 414) infolge Fortfalls der ihm vom Rückenmark zugeleiteten Erregungen sich verlängern; allein dies ist nach Heidenhain nicht der Fall. Nun ist aber eine Reihe von Erscheinungen bekannt geworden, die diesen Tonus als Reflexakt sicherstellen. Hängt man einen Frosch, dem das Hirn vom Rückenmark durch einen Schnitt abgetrennt und dem auf der einen z. B. rechten Seite noch der N. ischiadicus durchschnitten ist, an den Kiefern auf, so sieht man an dem rechten Bein alle Gelenke offnere, stumpfere Winkel bilden, als an dem linken normalen Bein, daher auch die Spitze der grossen Zehe rechterseits tiefer herabhängt als linkerseits. Da dieselbe Erscheinung zu beobachten ist, wenn rechterseits nur die hinteren sensiblen Wurzeln, die zur Bildung des Ischiadicus zusammentreten, durchschnitten sind, ja sogar, wenn nur die Haut des rechten Hinterbeins abgezogen ist, so ergiebt sich daraus, dass die Contraction der Beugemuskeln eine reflectorische ist, herrührend von leichter Zerrung der sensiblen Nerven in der Haut des herabhängenden Hinterbeins. Daher erfolgt auch, wie Brondgeest gezeigt hat, nach Durchschneidung der hinteren Wurzeln des Ischiadicus infolge Fortfalls dieser schwachen Beugung eine geringe Verlängerung des Beins. Dieser Tonus ist somit als Reflextonus anzusehen. Ist auch die erwähnte Erscheinung als solche kaum mehr als theoretisch von Belang, so ist sie doch in anderer Beziehung für die Wärmeöconomie des Thierkörpers bedeutsam. Wir wissen aus der allgemeinen Muskelphysiologie, dass der Stoffwechsel des ruhenden Muskels: Aufnahme von Sauerstoff, Bildung von Kohlensäure, Bildung von Milchsäure etc. und infolge dieser chemischen Processe Bildung von Wärme, gegenüber dem des thätigen Muskels ausserordentlich zurücktritt (S. 341); daher wird auch bei Muskelruhe nur wenig Kohlensäure und wenig Wärme gebildet. Nun lässt es sich zeigen, dass durch Hautreize der Stoffwechsel der Muskeln, auch wenn es dabei zu sichtbaren Contractionen nicht kommt, ausserordentlich gesteigert wird. Auch hier werden infolge der von der Haut hinauflaufenden sensiblen Erregung die Muskeln vom Rückenmark aus zu einem grösseren Stoffwechsel: vermehrter Bildung von Kohlen-

säure und Wärme angeregt. Man nennt diesen, im Wesentlichen von Zuntz und Pflüger festgestellten Vorgang den chemischen Reflextonus. Wirkt nun ein starker Reiz auf die Haut z. B. der Kältereiz, so kommt es reflectorisch zu einer Anfachung der im ruhenden Muskel sonst geringen chemischen Processe und damit zu vermehrter Wärmebildung (S. 342). Allein durch Beschränkung der Wärmeabgaben von der Haut kann innerhalb gewisser Grenzen das Absinken der Körpertemperatur verhütet werden (S. 312), darüber hinaus bedarf es ausserdem noch einer Steigerung der Wärmebildung des Körpers, und dieses wesentliche Moment für die Wärmeöconomie kommt auf dem Wege des chemischen Reflextonus zu Stande. Umgekehrt setzt hohe Aussentemperatur die Erregung der sensiblen Hautnerven und damit reflectorisch die Grösse des Stoffwechsels und der Wärmebildung durch die Muskeln herab; es wird also bei hoher Aussentemperatur von den Muskeln weniger Wärme producirt. Dieser Reflextonus ist wesentlich für die kleineren Säuger von Bedeutung, weniger oder kaum für die grösseren Thiere (S. 278).

Ist das Rückenmark für den Fortbestand des Lebens unentbehrlich? Goltz und R. Ewald ist es gelungen, Hunde Jahre lang am Leben zu erhalten, denen nach einander das Brust-, Lenden- und Kreuzbeinmark entfernt worden war, sodass sie nur noch Hirn, verlängertes Mark und Halsmark besassen. Nach einem Anfangsstadium shokartiger Herabminderung aller Lebenserscheinungen stellte sich die Harn- und Kothentleerung, die Regulirung der Weite der Blutgefässe (der Gefässtonus) und damit die Körperwärme fast wie in der Norm wieder her. Die gelähmte quergestreifte Körpermuskulatur im Bereiche der Exstirpation geht mit der Zeit vollständig zu Grunde (bindegewebige Entartung), nur die quergestreiften Sphincter ani ext. und Constrictor cunni bleiben erhalten und erregbar. Auch der Geburtsakt und das Säugegeschäft können bei einem rückenmarklosen Thiere ganz normal ablaufen. Aus dieser wichtigen Versuchsreihe ist zu schliessen, dass alle die genannten, für gewöhnlich vom Rückenmark beherrschten Verrichtungen auch noch anderweitige Innervationen, offenbar aus dem sympathischen Nervensystem, erhalten.

Verlängertes Mark.

Das verlängerte Mark, die Medulla oblongata, von Goltz „Kopfmark“ genannt, schliesst sich, seinem Bau nach, dem Rückenmark an.

Der Bau des verlängerten Marks, die Anordnung seiner Strangsysteme ist leichter zu verstehen, wenn man sich das Rückenmark längs der hinteren Längsfurche auseinandergeklappt denkt, sodass der Centralcanal sich in eine weitere Grube, die Rautengrube öffnet, die Hinterhörner nach aussen und neben den Vorderhörnern, die Hinterstränge nach aussen von den Hinterhörnern zu liegen kommen. An Stelle der bis auf eine schwache Rinne schwindenden vorderen Längsfurche tritt die sog. Raphe auf. Schon von aussen zeigt das verlängerte Mark jederseits drei Erhabenheiten: die durch die Raphe getrennten beiden Pyramiden, welche die Vorderstränge, mit denen sie sich zum Theil vermischen, aus einander drängen, ferner die Oliven, seitlich von den Pyramiden, welche aussen aus weisser Substanz bestehend im Innern zwei grosse Anhäufungen grauer Substanz, sog. Kerne (der Nucleus dentatus der

Anatomen) besitzen und sich zwischen die auf die Seite gedrängten Vorderstränge einschiebend jeden Vorderstrang in zwei kleine Stränge (inneren und äusseren Hülsenstrang) theilen, endlich seitwärts von den Oliven die Corp. restiformia, welches Strangsystem folgendermassen entsteht. Zwischen den Hintersträngen dringen beim Uebergang in das verlängerte Mark die beiden zarten Stränge (Funiculi graciles) ein, drängen die Hinterstränge aus einander, die zu den Keilsträngen (Funiculi cuneiformes) werden. Durch die ganze Länge der Rautengrube treten die runden Stränge (Funiculi teretes) zu Tage, welche die Fortsetzung der grauen Kerne der Vorderhörner sind. Der grössere Antheil des Seitenstranges und Keilstranges und der kleinere Antheil des zarten Stranges bilden das Corpus restiforme, das als Pedunculus cerebelli sich jederseits in das Kleinhirn einsenkt. Auf den Verlauf, die Endigung und die Leitung in den einzelnen Strängen kommen wir bei der Frage nach den Leitungsbahnen im Rückenmark noch zurück (S. 443 ff.).

Reflexcentren. Das verlängerte Mark enthält sehr viele Nervenkerne d. h. Anhäufungen von Ganglienzellen, von denen die meisten motorischen Gehirnnerven (Facialis, Oculomotorius, Abducens, Trigeminus, Vagus, Hypoglossus) entspringen, daher auch fast alle an den Hirnnerven zu beobachtenden Reflexerscheinungen in der Medulla oblongata übertragen oder ausgelöst werden. Der Kern vom N. facialis bildet das Centrum für den Schluss der Augenlidspalte, der reflectorisch jedesmal erfolgt, wenn die Conjunctiva oder die Wimperhaare der Augenlider berührt werden. Die sensible Erregung gelangt durch Zweige (N. infraorbitalis und lacrymalis) vom 1. Ast des Trigeminus zur Med. obl. und wird hier auf den N. zygomaticus vom Facialis übertragen, dessen Erregung den M. orbicularis palpebrarum in Contraction versetzt. Ferner liegt hier, und zwar in den Nebenoliven, das Centrum für den Schling- und Schluckakt. Sobald der Schluckakt (S. 131) willkürlich oder unwillkürlich eingeleitet ist, erfolgt der weitere Ablauf desselben ohne unser Zuthun, reflectorisch. Es werden nämlich durch den Bissen die sensiblen Nerven des Gaumens, die Rami palatini descendentes vom 2. Trigeminusast mechanisch erregt, diese Erregung in der Med. oblong. auf motorische Fasern (R. palatinus vom Facialis, R. crotaphitico-buccinatorius vom Trigeminus und R. pharyngeus n. vagi) übertragen, welche zu den Schlingmuskeln (M. mylohyoideus, hyoglossus, stylopharyngeus, levator palati mollis, azygos uvulae) gehen, infolge dessen läuft die Schlingbewegung reflectorisch ab. Weitere sehr wichtige Reflexbewegungen, wie das Niesen und Husten, werden von der Med. obl. ausgelöst. Jedesmal, wenn die sensiblen Nerven der Nasenschleimhaut (Nn. nasales ant. vom 1. Ast des Trigeminus) gereizt werden, sei es durch einen in die Nase gelangten Fremdkörper oder durch chemisch reizende Substanzen oder endlich durch pathologische Zustände der Nasenschleimhaut, wird die Erregung in der Med. obl. auf die motorischen Nerven des weichen Gaumens und der Exspirationsmuskeln (Bauchmuskeln) übertragen, infolge

deren es zu einer sehr energischen, nicht selten sich mehrmals hinter einander wiederholenden kräftigen Exspiration kommt, durch welche der infolge Contraction des weichen Gaumens hergestellte Verschluss der Rachenhöhle gegen die Nasenhöhle plötzlich gesprengt wird; durch diesen nun in die Nasenhöhle einbrechenden Exspirationsstoss können Fremdkörper aus der Nasenhöhle herausgeschleudert werden. Wird die Schleimhaut des Kehlkopfs, der Trachea oder der Bronchien durch Fremdkörper oder infolge krankhafter Veränderungen derselben gereizt, so läuft der Reiz in der sensiblen Bahn des N. laryngeus sup. zum verlängerten Mark und zum Rückenmark hinauf, wird dort auf den N. laryngeus inf. (s. recurrens) und auf die Nerven der Exspirationsmuskeln übertragen. Die Erregung des ersteren hat krampfhaften Verschluss der Stimmritze (Mm. arytaenoidei proprii [transversi et obliqui] und thyreoarytaenoidei [S. 388]) zur Folge. Durch die kräftige Contraction der Exspiratoren (Bauchmuskeln und M. latissimus dorsi) wird die in den Lungen comprimirte Luft mit solcher Gewalt herausgestossen, dass der Verschluss der Stimmritze gesprengt und zugleich etwa vorhandene Fremdkörper oder angehäuftes Secret herausgeschleudert werden. Die Reflexe des Niesens und Hustens functioniren gewissermassen als Wächter des Respirationstractus. Weiter werden auch die Kaubewegungen von der Med. obl. aus ausgelöst. Die motorische kleinere Portion des Trigeminus entspringt von den Alae cinereae am Boden des IV. Ventrikels und sendet den R. crotaphitico-buccinatorius zu sämmtlichen Kaumuskeln (M. masseter, temporalis, pterygoidei). Schreitet daher eine reflectorische Erregung des Rückenmarks bis zur Med. obl. vor, so tritt eine Kaubewegung und bei erhöhter Reflexerregbarkeit treten tonische Krämpfe der Kaumuskeln, Kinnbackenkrampf oder Trismus (S. 431) ein. Der Trismus ist daher als Anzeichen einer Mitaffection der Med. obl. von übler Bedeutung. Endlich enthält die Med. obl. die Centren für die Speichel- und Thränensecretion. Von den Geschmacks- und sensiblen Nerven der Mundhöhle (N. glossopharyngeus und N. lingualis trigemini) anlangende Erregungen werden mittels der hier gelegenen Nervenkerne des Facialis und Glossopharyngeus auf die zu den Speicheldrüsen gehenden Fasern dieser Nerven übertragen. Es kann daher auch bei einem Thiere, dessen Grosshirn vom verlängerten Mark abgetrennt ist, durch Reizung der Mundschleimhaut wie durch directe electrische Reizung der Med. obl. noch ergiebige Absonderung der Speicheldrüsen hervorgerufen werden. In der Bahn der sensiblen Kopfnerven, hauptsächlich vom 1. Ast des N. trigeminus anlangende Erregungen (so der Infraorbitalzweige bei Berührung der Lidränder oder der Augenbindehaut, der Ciliaräste beim Blicken in die Sonne, der Nasenäste bei mechanischer oder chemischer Reizung der Nasenschleimhaut) werden mittels der Nervenkerne des Facialis in der Med. obl. auf die zu den Thränendrüsen ziehenden Fasern desselben übertragen. Endlich können die Centren für die Speichel- und Thränensecretion

reflectorisch auch durch Reizung anderer sensibler Nerven (z. B. des Ischiadicus) erregt werden.

Zu den Reflexcentren der Med. oblong. ist auch das Centrum für den Brechakt zu rechnen, das dem maschinenmässigen Ineinandergreifen der beim Erbrechen (S. 145) bethätigten Muskeln vorsteht. Die centripetalen Bahnen, durch welche die Erregung dieses Centrums vermittelt wird, bilden für den Schlund der N. glossopharyngeus, für Speiseröhre und Magen der N. vagus, für Leber, Darm, Uterus und Nieren der N. splanchnicus. Das Brechcentrum kann auch vom Hirn aus erregt werden (ekelerregende Vorstellungen, schwindelerregende Sinneseindrücke, Erschütterung, Verletzung oder Erkrankung des Hirns). Nach Hermann und Grimm bestehen nahe Beziehungen zwischen dem Brech- und dem gleich zu beschreibenden Athemcentrum.

Automatische Centren. Ausser diesen vorzugsweise reflectorischen Centren beherbergt die Med. obl. noch eine Reihe der lebenswichtigsten automatischen Centren. In erster Linie ist das Athemcentrum zu nennen. Zu beiden Seiten der Spitze des Calamus scriptorius liegt, bis in die Formatio reticularis hinein sich erstreckend, ein von Ganglienzellen durchsetzter Nervenstrang, dessen Zerstörung durch den sog. Nackenstich infolge Sistirung der Athembewegung bei Warmblütern augenblicklichen Tod herbeiführt. Legallois (1812) und Flourens (1842) haben dieses Centrum entdeckt; Flourens nannte es Noeud vital, Lebensknoten. Zerstört man das Centrum nur einseitig, so hören nach Schiff nur die Athembewegungen dieser Seite auf, während die der anderen Seite unverändert vor sich gehen. Zerstört man die obere Partie dieses Centrums, so sistiren nur die Athembewegungen des Kopfes, zerstört man die untere Partie, so sistiren nur die Athembewegungen des Rumpfes. Der wichtigste Athemnerv, durch den die Erregung vom Athemcentrum abläuft, ist der N. phrenicus, der vorwiegend aus dem vierten, doch auch dem dritten und fünften Cervicalnerven entspringt; Durchschneidung beider Phrenici lähmt das Zwerchfell, führt aber nicht unmittelbar den Tod herbei, da die Rippenheber (S. 100), die ihre Nerven aus dem Brustmark erhalten, die Erweiterung des Thorax noch eben ausreichend besorgen. Spaltet man die Med. obl. in der Mittellinie, so bleiben nach Longet die Athembewegungen auf beiden Seiten übereinstimmend. Das Athemcentrum steht mit den Ursprüngen der Nn. vagi in Verbindung; das Zustandekommen der Erregung des Centrums durch den Reiz des dasselbe umspülenden Blutes soll erst bei der Betrachtung der Function der Nn. vagi erörtert werden (S. 476).

Nach Langendorff u. A. machen neugeborene und ganz junge Thiere selbst nach Abtrennung der Med. oblong. vom Rückenmark auf Reizung rhythmische Athembewegungen. Unterhält man eine Zeit lang künstliche Respiration, so kann weiterhin selbst bei erwachsenen Thieren nach Wertheimer

spontane Athmung zu Stande kommen. Danach sind auch im Halsmark selbstständige spinale Athemcentren vorhanden.

Ein wenig entfernt vom Athemcentrum liegt ein Centrum, von dem aus die Herzthätigkeit beeinflusst werden kann und zwar nach der Entdeckung von Ed. Weber (1845) in dem Sinne, dass die Schlagfrequenz des Herzens bei Reizung dieses Centrums verlangsamt wird und bei sehr intensiver Reizung Stillstand des Herzens bei praller Erfüllung der Herzhöhlen mit Blut, also diastolischer Herzstillstand eintritt. Man bezeichnet solche Centren, von denen aus keine Bewegung angeregt, vielmehr eine bereits angeregte Bewegung verzögert oder gehemmt wird, als „Hemmungscentren“ und nennt daher diese Stelle der Med. obl. das Herzhemmungscentrum. Auch dies Centrum steht in directer Beziehung zu den Nn. vagi, insofern letztere die Erregungen dieses Centrums zum Herzen leiten. Wir werden daher bei der Function der Nn. vagi hierauf näher eingehen (S. 478).

Neben dem Hemmungscentrum findet sich nach v. Bezold (1862) noch ein Herzbescheunigungscentrum. Durchschneidet man die Nn. vagi, sodass der Einfluss des Hemmungscentrums auf das Herz ausgeschaltet ist, und reizt nun die Med. obl. mit Inductionsströmen, so erfolgt eine Beschleunigung der Herzthätigkeit. Wir kommen hierauf noch bei der Lehre von der Herzinnervation (s. Sympathicus) zurück.

Endlich findet sich in der Med. obl. unterhalb des Athemcentrums, nach C. Ludwig im unteren Theil der oberen Olive, das bilateral-symmetrisch angelegte Gefässcentrum oder vasomotorische Centrum für den ganzen Körper, von dem aus die Ringmuskeln der mittleren und kleineren Arterien (sowie der Venen) beständig schon in der Norm in einem mittleren Erregungszustand, in einem Zustand mässiger Contraction, in einem Tonus erhalten werden. Wird dies Centrum erregt, so werden die kleinen Arterien stärker verengt, die Gewebe und Organe werden daher blass, die Geschwindigkeit des Blutlaufes nimmt ab, und in den vor der Verengerung gelegenen grossen Arterien (Carotis, Femoralis) steigt der Blutdruck an. Zerstört man das Centrum, so erweitern sich die kleinen Arterien, und dementsprechend nimmt die Blutfülle der Gewebe und Organe zu. Ein grosser Theil des Blutes sammelt sich namentlich in den weiten Unterleibsgefässen an, während im übrigen Körper geringe Blutfüllung, Anaemie angetroffen wird. Auch nach Ausschaltung dieses „dominirenden“ Centrums ist der Gefässtonus nicht dauernd aufgehoben, indem spinale vasomotorische Centren, gewissermassen Unterstationen, den Gefässtonus für Rumpf und Extremitäten reguliren (S. 436). Für die vasomotorischen Centren gibt gesteigerte Venosität des Blutes einen energischen Reiz ab, daher bei der Erstickung infolge der hochgradigen Verengerung der mittelgrossen und kleinen Arterien der Druck in den grossen Arterien ad maximum steigt. Auch

durch jede periphere sensible Reizung werden die vasomotorischen Centren reflectorisch erregt.

Ebenso wie für die Gefässcentren, findet sich auch für die spinalen Schwitzcentren (S. 435) ein allgemeines, zusammenfassendes Centrum in der Med. obl. Bei Reizung der Med. obl. schwitzen nach Adamkiewicz alle vier Extremitäten junger Katzen noch $^3/_4$ Stunden nach dem Stillstand der Athem- und Herzthätigkeit. Auch die Schweissfasern für den Kopf haben ihr Centrum in der Med. obl.

In der Med. obl. liegt nach Schiff und Salkowski ferner ein Centrum, von dem der M. dilatator pupillae, gleichwie die Gefässmuskeln vom vasomotorischen Centrum, in beständiger tonischer Erregung mittleren Grades erhalten wird. Wird dies Centrum gereizt z. B. durch Erstickung des Thieres, so erweitert sich die Pupille. Nach Budge soll sich dies Centrum noch durch das ganze Halsmark und den obersten Theil des Brustmarks erstrecken (Centrum cilio-spinale). Wir kommen hierauf noch beim Sympathicus zurück.

Endlich ist noch eine von Cl. Bernard (1852) entdeckte Wirkung der Verletzung der Med. obl. zu erwähnen. Nach Verletzung des Bodens vom 4. Ventrikel ein wenig nach oben und vorn vom Lebensknoten erscheint bei Kaninchen gewöhnlich schon nach 1 bis 2 Stunden Zucker im Harn, der indess bereits nach 24 Stunden zu verschwinden pflegt. Man nennt deshalb die Operation „den Zuckerstich oder die Piqûre“ und bezeichnet diese Stelle der Med. obl. als Diabetescentrum (S. 217). Dass dieser Zucker aus dem Leberglycogen stammt, ergibt sich daraus, dass bei entleberten Fröschen oder bei Kaninchen, deren Lebern infolge mehrtägigen Hungerns glycogenfrei sind (S. 215), der Zuckerstich sich zumeist unwirksam erweist. Es ist bemerkenswerth, dass auch nach Verletzung des Kleinhirns, nach Durchtrennung des Rückenmarks oder des untersten Hals- und obersten Brustganglions vom Sympathicus ebenfalls vorübergehende Zuckerausscheidung durch den Harn auftreten soll. Die Erklärung dieser Erfahrungen bewegt sich zur Zeit noch in Hypothesen.

Leitungsbahnen vom Rückenmark zum Gehirn.

Bei der ausserordentlichen Schwierigkeit, den Verlauf der Leitungsbahnen anatomisch zu verfolgen, bilden diese doch im Verein mit dem ungemein dichten Netz der Protoplasmafortsätze einen schwer entwirrbaren Knäuel, war man bis in die neuere Zeit darauf angewiesen, aus den Erfolgen von Durchschneidungs- und Reizungsversuchen am Rückenmark und Gehirn und aus gelegentlichen pathologischen Beobachtungen sich den Faserverlauf zu construiren. So ist es denn nicht zu verwundern, wenn in dieser Hinsicht noch manche Lücke bleibt. Zunächst trifft im Allgemeinen die zuerst von Longet aufgestellte Anschauung zu, dass wie die

vorderen Wurzelfasern motorisch, die hinteren sensibel sind, ebenso die weissen Vorderstränge die motorischen Impulse vom Gehirn zu den Ganglienzellen der Vorderhörner leiten, die weissen Hinterstränge dagegen Leitungsbahnen für die sensible Erregung von den in das Rückenmark eingetretenen hinteren Wurzelfasern zum Gehirn bilden, während die weissen Seitenstränge motorische und sensible Leitungsbahnen gemischt enthalten. Durchschneidung der weissen Hinterstränge allein macht diejenigen Körpertheile, deren sensible Nerven unterhalb der Schnittstelle in das Rückenmark eintreten, gefühllos, anästhetisch, und zwar unempfindlich für die einzelnen Gefühlsqualitäten (Berührungs-, Temperatur- und Muskelgefühl), dagegen ist nach Schiff das Schmerzgefühl in diesen Theilen erhalten, sodass es danach scheint, als ob die Schmerzempfindungen in der grauen Substanz der Hinterhörner geleitet werden. Erfolgt die Durchtrennung der Hinterstränge nur partiell, so wird nur ein beschränkter Theil des Rumpfes oder der Extremitäten anästhetisch. Durchschneidet man bei Säugethieren das Rückenmark halbseitig, also bis zur vorderen und hinteren Längsfurche, so tritt Bewegungslähmung (und Anästhesie) ein an den Theilen der gleichseitigen Körperhälfte, welche ihre Nerven von unterhalb des Schnittes gelegenen Markpartien beziehen. Wird die eine Hälfte des Rückenmarks in der Gegend des 10. Brustwirbels, die andere unterhalb der Halsanschwellung (unterhalb des Abganges der die vorderen Extremitäten versorgenden Wurzelfasern) durchschnitten, so zeigen sich beide Hinterbeine gelähmt und anästhetisch (aber nicht für die Dauer). Eine solche durch Verletzung des Rückenmarks hervorgerufene beiderseitige Lähmung nennt man „Paraplegie“. Daraus ergibt sich, dass innerhalb des Rückenmarks wenigstens das Gros der Nervenfasern auf der Seite bleibt, auf welcher sie aus der Med. obl. in das Rückenmark eintreten.

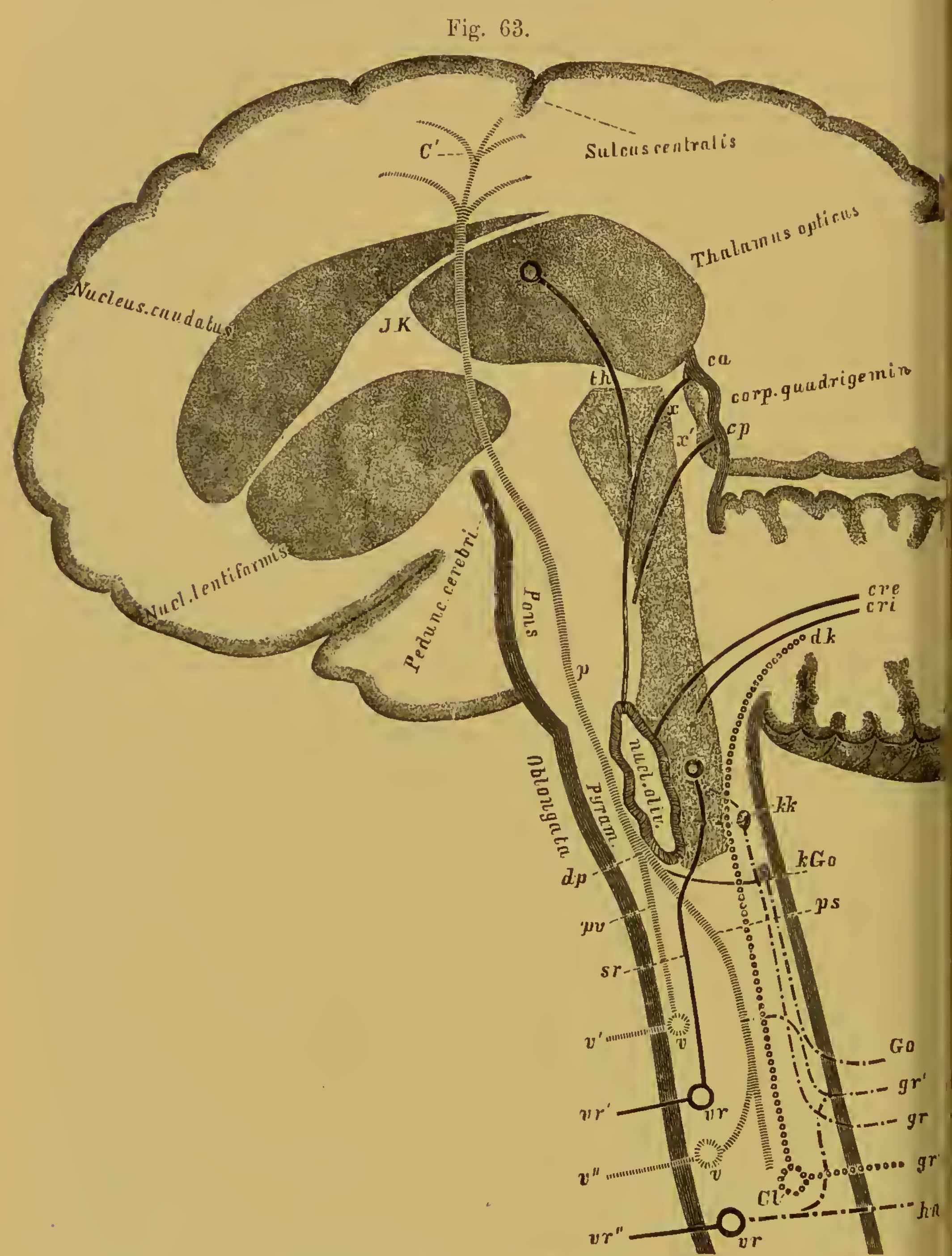
Hinwiederum ist es eine seit alter Zeit bekannte Thatsache, dass keine Nervenfaser, weder eine sensible noch eine motorische, im Gehirn auf derselben Seite endigt, auf welcher sie durch eine vordere oder hintere Wurzelfaser das Rückenmark betreten hat. Erfolgt ein Bluterguss in das rechte Grosshirn (so z. B. in den rechten Streifen- oder Sehhügel), so findet sich constant Lähmung der Muskeln und Verlust des Empfindungsvermögens der linken Körperhälfte: Rumpf und Extremitäten; solche halbseitige Lähmungen bezeichnet man als „Hemiplegie“. Sind die Gesichtsmuskeln mitbetheiligt, so findet sich auch an diesen die Bewegungslähmung und Anästhesie constant auf der dem Ort der Verletzung im Hirn entgegengesetzten Seite. Es müssen also die Fasern, welche mittels des Willenseinflusses die linke Körperhälfte bewegen, und diejenigen, welche die sensiblen Erregungen der linken Körperhälfte zu den Empfindungsherden des Gehirns leiten, in der rechten Hirnhälfte endigen, irgendwo also die Medianebene überschreiten, sich kreuzen. Im Rückenmark ist dies, wie wir gesehen haben, für das Gros der Fasern nicht der Fall.

Zwischen Rückenmark und Gehirn sind als Leitungsbahnen nur die Med. obl., der Pons und die Hirnschenkel (pedunculi cerebri) eingeschaltet. Durchschneidet man die Hirnschenkel oder den Pons, so findet man noch Lähmung der gegenseitigen Körperhälfte. Anders dagegen im verlängerten Mark. Hier findet mit Sicherheit für die motorischen Fasern eine Kreuzung statt und zwar in der Decussatio pyramidum; Fasern, welche vom Hirn auf der rechten Seite angelangt sind, treten hier auf die linke Hälfte des Marks über, und zwar gehen, je tiefer man in der Med. obl. herabsteigt, der Reihe nach immer mehr Fasern die Kreuzung ein, etwa in der natürlichen Reihenfolge, sodass die Nervenfasern für die vorderen Extremitäten sich höher oben kreuzen, als die für die hinteren Extremitäten. Innerhalb des verlängerten Marks kreuzen sich auch die motorischen Fasern für die beiden Kopfhälften und treten nach erfolgter Kreuzung vom Gehirn ab. Findet man daher die Lähmung am Kopf auf der entgegengesetzten Seite wie am Rumpf und den Extremitäten, so sitzt die die Lähmung bedingende Ursache an der Hirnbasis und zwar auf derselben Seite, wie die Lähmung am Kopf; es werden die den Rumpf und die Extremitäten versorgenden motorischen Fasern vor ihrer Kreuzung, der die Gesichtsmuskeln versorgende N. facialis an seiner Austrittsstelle aus der Med. obl., also schon nach erfolgter Kreuzung, gedrückt und gelähmt. Die sensiblen Fasern kreuzen sich höchst wahrscheinlich etwas höher, im unteren Theil des Pons. Es ergeben sich demnach folgende Hauptbahnen für die Leitung der Erregung. Vom Hirn aus läuft die durch den Willen gesetzte motorische Erregung in der Bahn C′ (Fig. 63, S. 446) durch den Hirnschenkel und die Brücke derselben Seite (p) bis zur Med. obl., geht hier in den Pyramiden auf die andere Seite hinüber (decussatio pyramidum, d p), steigt nun gradlinig in Fasern des weissen Seitenstrangs (Pyramidenseitenstrangbahnen, p s) hinunter, gelangt weiter durch das Netz der Protoplasmafortsätze zu den Ganglienzellen der Vorderhörner (v) und wird von diesen durch vordere Wurzelfasern (v″) zu den Muskeln befördert, endet also auf der, ihrem Ursprung im Hirn entgegengesetzten Körperhälfte. Daneben findet sich noch eine Nebenleitung von solchen motorischen Fasern, welche sich nicht in den Pyramiden kreuzen, sondern noch im Rückenmark und zwar in den Vordersträngen (Pyramidenvorderstrangbahn, p v) auf derselben Seite verlaufen, von der sie im Hirn ihren Ursprung genommen, und erst im Verlauf des Rückenmarks sich successive kreuzen, die vordere weisse Commissur bildend, also bereits gekreuzt an die Ganglien der Vorderhörner (v) treten und von diesen in eine vordere Wurzel (v′) übergehen.

Die Wege, welche die sensible Erregung einschlägt, sind folgende: Durch die hinteren Wurzeln (gr, gr′, gr″) derselben Seite zum Rückenmark hinauflaufend tritt sie an das Nervennetz

der Hinterhörner und gelangt von diesem entweder (gr, gr') oder, nachdem sie (gr'') eine oder mehrere Ganglienzellen (Cl) durchsetzt hat, zu Fasern der weissen Hinter- oder Seitenstränge, in denen

Fig. 63.



Die Leitungsbahnen des Rückenmarks zum Hirn nach Flechsig.

sie, stets auf derselben Seite des Rückenmarks sich haltend, bis zum Pons aufsteigt. Hier tritt sie auf die entgegengesetzte Seite über und endet im Hirn auf dieser. Auch hier findet sich eine Neben-

leitung solcher Fasern, die schon allmälig während ihres aufsteigenden Verlaufes innerhalb des Rückenmarks auf die andere Seite übertreten, also schon gekreuzt in die Med. obl. eintreten und nun auf der Seite der Kreuzung hinauf zum Hirn verlaufen, mithin ebenfalls im Hirn auf der, ihrem Verlauf im Rumpf entgegengesetzten Seite enden.

Erst in neuerer Zeit ist es gelungen, die Leitungsbahnen im Rückenmark anatomisch genauer zu verfolgen. Die embryologische Methode von Flechsig fusst auf dem Funde, dass die Strangsysteme sich zu verschiedenen Zeiten entwickeln und die ihnen angehörigen Nervenfasern sich zu verschiedenen Zeiten mit einer Markscheide umgeben, wodurch sie erst functionsfähig werden; so lässt sich der Verlauf der einzelnen Leitungsbahnen entwicklungsgeschichtlich verfolgen. Die zweite von Türck herrührende Methode beruht darauf, dass nach bestimmten Verletzungen am Hirn und Rückenmark die zugehörigen Leitungsbahnen degeneriren, sodass man nur den Verlauf der degenerirten Bahnen zu verfolgen braucht.

Ein kleiner Theil der Seitenstrangbahnen (sr) und zwar die zunächst den vorderen Wurzelfasern gelegenen, die aus den Ganglien der Vorderhörner (vr) entstehen, enden in der grauen Substanz der Oblongata. Im Bereich der Hinterstränge sind zu unterscheiden: die Goll'schen Stränge (Go), zunächst der Fissura longitud. post. gelegen; sie nehmen nach oben an Masse zu und enden in den grauen Kernen (kGo) der zarten Stränge der Oblongata. Zwischen ihnen und dem Hinterhorn liegen die sog. Grundbündel (gr) der Hinterstränge, meist directe Fortsetzungen der hinteren Wurzelfasern, welche nach oben in die Keilstränge übergehen und hier zum grossen Theil in den Kernen der Keilstränge (kk) enden. Von den Ganglienzellen der Hinterhörner, den Clarke'schen Säulen (Cl), die direct oder mittels des Fasernetzes mit den hinteren Wurzeln (gr'') in Verbindung stehen, laufen Leitungsbahnen in den Seitensträngen direct zum Kleinhirn als sog. directe Kleinhirnseitenstrangbahnen (dk) empor. Ein Theil der hinteren Wurzelfasern (gr') steigt, ohne zuvor mit Ganglienzellen in Verbindung zu treten, in den Seitensträngen aufwärts. Zu den Olivenkernen (Nucleus olivarum) treten Fasern (x und x') von den Vierhügeln (Corp. quadrigemina), vom Kleinhirn Faserbündel der Corp. restiformia (cre), endlich auch Fasermassen von den Kernen der Keilstränge (kk).

Es ist noch bemerkenswerth, dass nach halbseitiger Durchschneidung des Rückenmarks auf der operirten Seite eine mehr oder weniger ausgesprochene erhöhte Empfindlichkeit, eine Ueberempfindlichkeit oder Hyperästhesie zu beobachten ist, die Wochen lang anhalten kann und weiterhin sich verliert. Eine genügende Erklärung dieser seltsamen Erscheinung steht noch aus.

Gehirn.

Das Gehirn, das unter allen Wirbelthieren einzig und allein dem Lanzetfisch (Amphioxus lanceolatus) fehlt, theilt man zweckmässig ein in die Grosshirnlappen, das Mittelhirn, das Stammhirn und das Kleinhirn. Die rechtseitige und die link-

seitige Hirnhälfte sind durch den Balken (Corpus callosum) mit einander verbunden (weisse Commissur- und Querfasern des Balkens).

Das Gehirn der Säugethiere (Fig. 64 stellt einen Horizontaldurchschnitt durch das Hirn der Fledermaus vor) ist folgendermaassen gebaut. Die Grosshirnlappen (F Stirn-, O Hinterhauptslappen; Scheitel- und Schläfenlappen sind in der Figur nicht zu sehen) enthalten unmittelbar unter ihrer Oberfläche eine bei den verschiedenen Säugethieren mehr oder weniger dicke Schicht von grossen pyramidenförmigen Ganglienzellen (Fig. 60, G, S. 424), die sog. graue Hirnrinde. Von dieser strahlt fächerartig in einer nach dem Stammhirn convergenten Richtung eine Schicht weisser Fasern, der Stabkranz oder Corona radiata PP_1, aus, welche die Verbindung zwischen dem Rindengrau und dem centralen Höhlengrau, der grauen Substanz bildet, die im Gehirn die Fortsetzung der um den Centralkanal gelegenen grauen Substanz des Rückenmarks vorstellt. Das Mittelhirn besteht aus den sog. Stammganglien: Streifenhügel Cs (Corpus striatum), Sehhügel Th (Thalamus opticus) und Vierhügel (Corp. quadrigemina [Fig. 63, ca und cp]), das Stammhirn aus den Hirnschenkeln und dem Pons Varoli P_3, welch' letzterer in die in der Figur nicht mehr dargestellte Medulla oblongata übergeht. Das Kleinhirn steht durch die Brückenschenkel (auch mittlere Kleinhirnschenkel genannt) mit dem Stammhirn, durch die Corp. restiformia mit dem verlängerten Mark und durch die Vierhügelschenkel (Crura cerebelli ad Corpora quadrigemina) mit dem Mittelhirn in Verbindung.

Fig. 64.



Horizontalschnitt durch das Gehirn nach Meynert.

Functionen des Grosshirns. Je höher entwickelt ein Thier in Bezug auf seine intellectuellen Fähigkeiten ist, um so verhältnissmässig leichter ist sein Rückenmark und um so relativ schwerer sein Gehirn. Derjenige Gehirntheil, der hierbei vorzugsweise in Betracht kommt und Ursache ist, dass das Gewicht des Gehirns schwerer wird, sind die Halbkugeln, die Hemisphären des Grosshirns. Die vergleichende Anatomie zeigt uns eine annähernde Proportionalität zwischen dem Ausbildungsgrad der Grosshirnlappen und dem Grad der vorhandenen geistigen Fähigkeiten. Von den Fischen, deren Grosshirn am wenigsten entwickelt ist, lässt sich

durch die Zwischenstufen, die von den Amphibien und Vögeln repräsentirt werden, die weitere Entwicklung bis hinauf zur höchsten Stufe, dem Grosshirn der Säugethiere, verfolgen, und unter den letzteren besitzt der Mensch das entwickeltste Grosshirn, das fast $^4/_5$ des gesammten Hirngewichtes beträgt. Als Maassstab der Entwicklung des Grosshirns kommt ausserdem das relative Gewicht d. i. das Verhältniss des Hirngewichtes zum Gesammtkörper[1], ferner die Zahl und Tiefe der Hirnwindungen, sowie die Dicke der grauen Substanz der Hirnrinde in Betracht. Störungen des Hirnwachsthums während des Embryonallebens, infolge deren die Hirnlappen unentwickelt bleiben, lassen die geistigen Fähigkeiten des Menschen auf niedriger, fast thierischer Stufe stehen bleiben (Mikrocephalie). Aus alledem ergibt sich schon der allgemeine Schluss, dass das Grosshirn als das Organ der höheren Seelenthätigkeiten anzusehen ist.

Zu demselben Ergebniss haben die Experimente von Magendie, Flourens, Longet u. A. geführt. Abtragung der Grosshirnlappen, eine Operation, die insbesondere von Vögeln, Dank der rapiden Gerinnbarkeit ihres Blutes (S. 9), gut vertragen wird, erzeugt einen Zustand vollständiger Passivität, bei dem ohne äusseren Antrieb keine Bewegung ausgeführt wird. Enthirnte Tauben sitzen meist regungslos da, nur auf dem Wege des Reflexes, also auf sensible Erregung, finden Bewegungen statt; von selbst fressen sie nicht, sie sterben vor der gefüllten Schüssel den Hungertod. Steckt man ihnen aber Körner in den Schnabel, so verschlucken sie sie; stösst man sie, so laufen sie ein Stück Weges, wirft man sie in die Luft, so schützen sie sich durch Flugbewegungen vor dem Herabfallen u. s. w. Die höheren Sinnesempfindungen: Hören, Sehen, Fühlen, Riechen und Schmecken sind ganz fortgefallen, wenigstens erfolgt keine Reaction selbst auf intensive Erregung dieser Sinne. Man kann enthirnten Vögeln Feuer vor die Augen, Terpentindämpfe vor die Nase bringen, eine Pistole vor ihren Ohren abschiessen, ohne dass auf diese heftigen Sinneseindrücke eine Reaction folgt. Es sind somit durch Exstirpation der Grosshirnlappen einmal das Wollen, ferner das Hören, Sehen, Fühlen, Riechen und Schmecken in Fortfall gekommen, und wie die Erfahrungen an Individuen mit mangelhaft ausgebildeten (mikrocephale Idioten) oder

[1]) Das Verhältniss des Hirngewichtes zum Körpergewicht ist (im abgerundeten Mittel) beim

Wal	1 : 14000	Schaf	1 : 350
Hecht	1 : 1300	Hund	1 : 110
Rind	1 : 800	Taube	1 : 100
Pferd	1 : 700	Affe	1 : 28—40
Elephant	1 : 500	Mensch	1 : 30—35

Das Gewicht des Hirns = 100 gesetzt, beträgt dasjenige des Rückenmarks beim Mensch 2—$2^1/_2$, Affe 6, Hund 23, Pferd 41, Kuh 47, Kaninchen 46, Ratte 36, Vögel 33, Frosch 50, Fische 100.

krankhaft entarteten Hirnlappen darthun, das bewusste Empfinden und die Fähigkeit des Denkens. Aehnliche Beobachtungen hat Goltz gemacht, dem es neuerdings gelungen ist, bei Hunden stückweise fast das ganze Grosshirn zu entfernen; den Hunden war das Sehen und Hören verloren gegangen, sie machten im Aussehen und Benehmen den Eindruck von Blödsinnigen; sie konnten zwar auf Reiz Laufbewegungen machen, nahmen aber von selbst weder Futter noch Wasser auf.

Flourens und Longet waren auf Grund ihrer Thierversuche der Meinung, dass das materielle Substrat für diese einzelnen Functionen nicht in verschiedenen Bezirken der Hirnlappen anatomisch wohl begrenzt und getrennt vorhanden ist, mit anderen Worten, dass die einzelnen Sinnesempfindungen, sowie der Wille nicht in verschiedenen Theilen des Grosshirns localisirt sind, vielmehr dem Grosshirn in toto diese Fähigkeiten zukämen und alle gewissermaassen an jeder Stelle des Grosshirns anzutreffen seien, sodass demnach jeder zurückgelassene Theil die Functionen der ausgerotteten Hirntheile übernehmen könne. Diese Anschauung von der functionellen Gleichwerthigkeit der verschiedenen Theile des Grosshirns hat sich bis in die neuere Zeit hinein fast allgemeiner Geltung erfreut.

Zuerst hat Broca (1861) die bedeutsame Beobachtung gemacht, dass bei pathologischen Veränderungen der im Grunde der Sylvi'schen Furche liegenden Reil'schen Grube (Gyrus frontalis sup., tempor. sup.) beim Menschen Sprachstörungen auftreten, und zwar entweder infolge des Unvermögens, die zum Sprechen erforderlichen coordinirten Bewegungen auszuführen, sog. atactische Aphasie oder infolge von Störungen des Gedächtnisses, die sog. sensorielle (oder amnestische) Aphasie, die Unfähigkeit, für eine Reihe von Objecten die richtigen Wortsymbole zu finden. Dieser erste Fund der Localisation einer bestimmten Function an einer bestimmten Stelle des Grosshirns ist seitdem durch zahlreiche ähnliche Fälle auf das Ueberzeugendste bestätigt worden.

Später fanden Fritsch und Hitzig (1870) mittels schwacher electrischer Reizung der Hirnoberfläche beim Hunde, dass bei Erregung genau umschriebener Stellen an der Convexität der Hirnoberfläche im Bereiche des Scheitellappens sich gewisse Muskelgruppen der, der gereizten Hemisphäre entgegengesetzten (contralateralen) Körperhälfte contrahiren, und dass zu bestimmten Reizbezirken bestimmte, bei jedem Versuche die gleichen Muskelgruppen gehören. Diese erregbaren motorischen Bezirke der Hirnrinde liegen im vorderen Theil des Scheitellappens (Fig. 65, S. 452 im Bereiche von D und H). Von einer am meisten nach vorn gelegenen Stelle können die Nackenmuskeln der anderen Seite in Erregung versetzt werden, ein wenig mehr nach hinten und aussen davon liegt ein Punkt für die Extensoren und Abductoren der Vorderbeine, gleich darunter ein Punkt für die Beugung und Rotation der Vorderbeine. Un-

mittelbar hinter der Kreuzfurche (Sulcus cruciatus) befindet sich eine erregbare Stelle für die Bewegung der Hinterbeine, um die Sylvi'sche Grube herum liegen Reizpunkte für die vom Facialis versorgten Muskeln und für die Augenmuskeln, weiter nach aussen ein Herd für die untere Hälfte des Facialis und den Trigeminus (Kieferschliessung und -Oeffnung, Retraction der Mundwinkel und der Zunge, Ohrbewegung).

Weiter fand Ferrier vor der Rindenstelle, die zu den Gesichtsmuskeln in Beziehung steht, einen Punkt, von dem aus Kaubewegungen eingeleitet werden können. Aehnlich wie beim Hund sind die motorischen Rindenstellen auch beim Affen und bei der Katze gelegen. Neuerdings haben Horsley und Beevor mit Hülfe der electrischen Reizmethode beim Affen motorische Rindenstellen für die einzelnen Finger (Daumen, Zeigefinger) und Zehen, ferner für Hand, Fuss, Vorder- und Oberarm, Schulter, Hüfte und Knie feststellen können. Ebenso sind beim Schaf und endlich beim Kaninchen motorische Rindenpunkte ermittelt worden. Je weiter abwärts man in den Thierclassen herabsteigt, desto mehr nimmt die Zahl der aufgefundenen Rindenstellen ab.

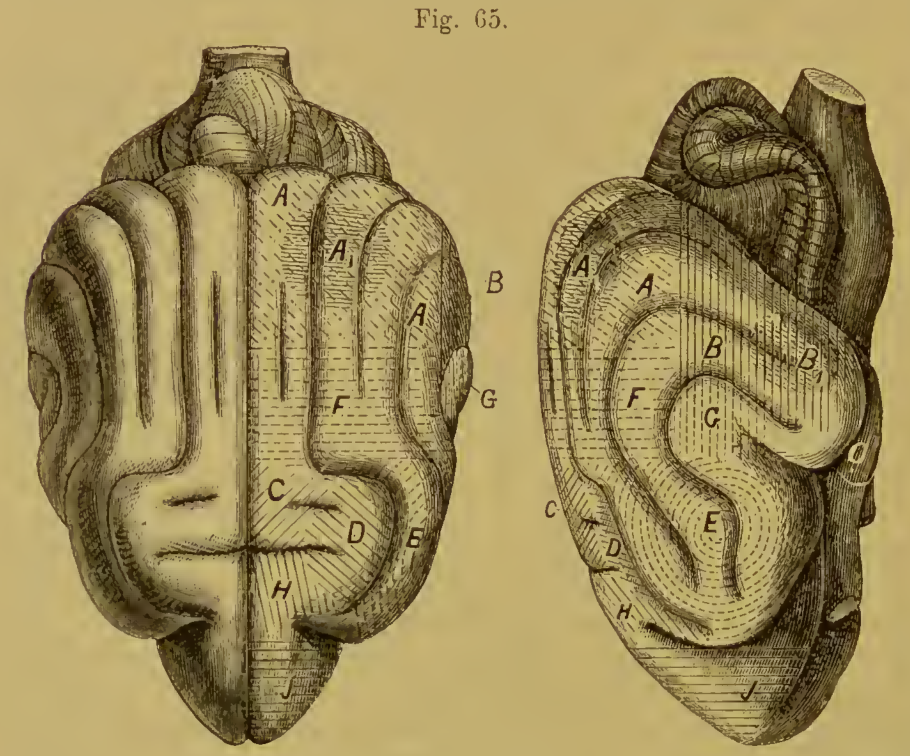
Entfernt man den Rindenbezirk für die Bewegung des Vorderbeins, so zeigt das Thier an der der Exstirpation entgegengesetzten Vorderextremität eine Reihe von Bewegungsstörungen: es setzt dies Bein beim Laufen ungeschickt auf, es stösst mit demselben schon an geringfügigen Hindernissen an; beim Stehen und Sitzen gleitet das betreffende Bein leicht aus, es wird mit der Dorsal- statt mit der Volarseite aufgesetzt, die Thiere treten, auf den Tisch gestellt, mit dem resp. Vorderbein leicht über den Tischrand in's Leere u. s. f. Nach Tagen bis Wochen, zuweilen erst nach Monaten, verlieren sich die Bewegungsstörungen.

Sensorielle und sensible Rindenbezirke. Hitzig hatte beim Hunde gefunden, dass Exstirpation im Bereich der Hirnrinde des Hinterlappens, und zwar in dessen mehr nach vorn gelegenem Theile, Blindheit des gegenüberliegenden Auges, verbunden mit Erweiterung der entsprechenden Pupille, hervorruft; Reizung dieser Rindenstelle soll Verengerung der Pupille erzeugen. Ausgedehnte Versuchsreihen sind weiter von Ferrier und namentlich von H. Munk durchgeführt worden.

Beim Hund und Affen ist die sog. Sehsphäre (Fig. 65, A) oder das psycho-optische Centrum in der Convexität des Hinterhauptslappens gelegen. Ist der mit A bezeichnete Rindenbezirk beiderseits in möglichster Ausdehnung zerstört, so erscheinen die Gesichtswahrnehmungen und -Vorstellungen vollständig erloschen, der Hund benimmt sich wie ein vollkommen blinder („Rindenblindheit"). Freiwillig bewegt er sich nicht von der Stelle; treibt man ihn zu Bewegungen an, so sieht man ihn an jedes Hinderniss anstossen. Die näheren Beziehungen jeder dieser Hirnpartien zu den peripheren Endapparaten der Sehnerven, zu den Netzhäuten, sollen bei der Lehre vom Gesichtssinn erörtert werden.

In der Rinde des Schläfenlappens liegt beim Hunde die Hörsphäre (Fig. 65, B) oder das psycho-akustische Centrum. Nach beiderseitiger vollständiger Exstirpation dieser Rindenfelder benehmen sich die Hunde wie vollständig taube, so dass sie auf kein Geräusch mehr die Ohren spitzen („Rindentaubheit").

Fig. 65.



Grosshirnrinde des Hundes nach H. Munk. A Sehsphäre. B Hörsphäre. C—J Fühlsphäre. O Riechsphäre.

Der Scheitellappen des Hundes, die seit Fritsch und Hitzig als motorische Sphäre bezeichnete Partie der Grosshirnconvexität in der Umgebung des Sulcus Rolando, nach deren Entfernung schon Schiff eine Herabsetzung der Hautsensibilität beobachtet hatte, wird von H. Munk als die Fühlsphäre angesprochen, und zwar seien die Beziehungen zwischen diesem Hirnabschnitt und dem Gefühlssinn des Körpers ähnlich oder analog denen zwischen Sehsphäre und Gesichtssinn, Hörsphäre und Gehörsinn.

Nach vorn und medianwärts von der Sehsphäre (Fig. 65, A) liegt beim Hunde die Fühlsphäre für das Hinterbein C, zwischen dieser und der Sehsphäre die Fühlsphäre für das Auge F, zwischen letzterer und der Hörsphäre B, aber etwas mehr nach vorn, ist die Fühlsphäre des Ohrs G, vor der Hinterbeinregion und medianwärts die Fühlsphäre für den Nacken H, weiter auswärts die für das Vorderbein D und noch mehr nach aussen und unten die für den Kopf E. Der am meisten nach vorn in den Stirnlappen gelegene Bezirk J stellt die Fühlsphäre des Rumpfes vor. Exstirpirt man beim Hunde im Bereich von G, so findet man eine Herabsetzung der Druckempfindlichkeit des gegenüberliegenden Ohrs. Exstirpirt man im Bereiche von D, so reagirt

der Hund auf Druck, Stechen oder Kneipen des Vorderbeins der gegenüberliegenden Seite schwächer als ein gesunder, er lässt dieses Bein in unbequeme Stellungen bringen, z. B. nach aussen oder auf das Dorsum des Fusses setzen, was ein gesunder Hund nie duldet, und ist ungeschickt, zumal beim Laufen. Exstirpirt man im Bereich des Rindenfeldes H, so trägt der Hund den Kopf schief nach der Seite der Verletzung geneigt; auf der der Verletzung gegenüberliegenden Seite erscheint die Berührungsempfindlichkeit herabgesetzt. Hat man einem Hunde die Convexität im Bereich des Rindenfeldes J z. B. linkerseits fortgenommen, so kann das Thier die Rückenmuskeln der rechten Seite nicht mehr willkürlich bewegen, es dreht sich jedesmal links um; hat die Abtragung des Bereiches J beiderseits stattgefunden, so ist der Rücken des Thieres dauernd katzenbuckelartig gekrümmt.

Aus pathologischen Beobachtungen am Menschen erscheint es nach Exner's Darstellung erwiesen, dass die motorischen und sensorischen Centren für die verschiedenen Körpertheile in ähnlicher Weise localisirt sind wie bei Thieren (Hund, Affe).

Endlich soll die Riechsphäre nach H. Munk an der unteren Fläche der Hirnhemisphären im Gyrus Hippocampi (Fig. 65, O), (nach Luciani auch im Ammonshorn) gelegen sein; wird diese Hirnpartie comprimirt oder durch eine Neubildung zerstört, so erscheint das Geruchsvermögen aufgehoben.

Die sensoriellen und sensiblen Rindenbezirke dienen der einfachen Empfindung, deren auch schon das Neugeborene fähig ist. Aus der sinnlichen Empfindung kann sich erst dann eine sinnliche Wahrnehmung entwickeln, wenn dieselbe so häufig den Rindencentren zugeleitet worden ist, dass sie daselbst ein „Erinnerungsbild“ zurücklässt. Jede Wiedererweckung eines Erinnerungsbildes durch eine zugeleitete sinnliche Erregung führt dann zur Vorstellung des Objectes der Aussenwelt, das die Ursache der sinnlichen Empfindung ist. Es können aber auch die Empfindungen verschiedener Sinne einander auslösen, sich associiren. Vom 2. Lebensmonat ab beginnen nach Flechsig markhaltige Faserzüge aufzutreten, welche von den Sinnescentren zahlreich auswachsen und in den Rindenbezirken enden, die zwischen den Seh-, Hör- und Fühlsphären übrig bleiben, Centren, welche zu jenen Sphären leitende Verbindungen herstellen und demgemäss ihre Thätigkeit associiren, die sog. Associationscentren. Directe Faserleitungen zwischen den einzelnen Sinnessphären, wie solche von Meynert als Associationsfasern beschrieben sind, lassen sich nach Flechsig nur in spärlicher Zahl nachweisen. Wahrscheinlich fügen diese Centren zu den reinen Sinneseindrücken die Erinnerungsbilder hinzu, die in den Vorstellungen äusserer Objecte stets vorhanden sind. Je zahlreicher solche Erinnerungsbilder angesammelt werden, desto grösser wird unsere Erfahrung. Die Summe aller Erinnerungs- und Vorstellungsbilder bildet den Inhalt des Gedächtnisses. Die ganze Grosshirnrinde ist demnach im Wesentlichen ein Associationsorgan, in das an einzelnen Stellen die Sinnesleitungen einstrahlen

und von dem wiederum, z. Th. aus denselben Stellen, die motorischen Bahnen ihren Ursprung nehmen. Auf diese Weise kommt die Association von Vorstellungen (Ideen) zu Stande, die ihrerseits wieder motorische Erregungen auslösen kann, welche uns als willkürliche Handlungen, als Ausfluss des sog. Willens erscheinen.

Trifft diese Auffassung zu, so muss man den Sitz der Intelligenz als den Inbegriff aller den Sinneswahrnehmungen entstammenden Vorstellungen in die ganze Grosshirnrinde verlegen. Jede Läsion der Grosshirnrinde schädigt die Intelligenz und zwar in um so höherem Grade, je ausgedehnter die Verletzung ist.

Mittelhirn. Ueber die Functionen der Stammganglien des Hirns: Streifenhügel, Sehhügel und Vierhügel hat sich bei der tiefen, dem Versuch schwer zugänglichen Lage derselben nicht viel Sicheres ermitteln lassen. Aus den Erfahrungen, die man an Thieren, deren Grosshirnlappen abgetragen worden sind, gemacht hat (S. 449), geht hervor, dass einmal die Centren für die coordinirten Bewegungen im Mittelhirn gelegen sind, und dass diese auch noch nach Entfernung des Grosshirns durch sensible Reizung reflectorisch in Thätigkeit gesetzt werden können. Enthirnte Thiere erhalten ihr Gleichgewicht, laufen resp. fliegen, wenn sie gestossen werden, während nach Entfernung auch des Mittelhirns diese coordinirten Bewegungen nicht mehr erhalten sind und nur noch einfache Reflexbewegungen, wie am Rückenmark, ausgelöst werden können. Nach einseitiger Zerstörung des Streifenhügels haben Nothnagel und Meynert Lähmung der gegenüberliegenden Körperhälfte beobachtet. Nach Läsionen des Streifenhügels haben Ott sowie Aronsohn und Sachs die Eigenwärme ansteigen sehen, und zwar nimmt, wie die Steigerung der CO_2-Ausscheidung und O-Aufnahme sowie der Harnstoffausfuhr lehrt, die Wärmeproduction zu; danach scheint der Streifenhügel ein thermisches Centrum zu enthalten.

Die Vierhügel bilden das Reflexcentrum für eine sehr wichtige Reflexbewegung, nämlich die Verengerung der Pupille auf Lichtreiz. Jedesmal wenn intensives Licht in das Auge fällt, wird der N. opticus erregt, und diese Erregung läuft zu den Vierhügeln und wird hier auf die Fasern des N. oculomotorius übertragen, welche im Auge dessen kleine, zum Ciliarganglion gehende Wurzel bilden; infolge davon verengt sich die Pupille durch Contraction des M. circularis iridis (sphincter pupillae). In der That haben sich der Tractus opticus und der Oculomotorius bis zu den Vierhügeln verfolgen lassen. Dementsprechend soll Reizung der Vierhügel nach Flourens Verengerung der Pupille bedingen. Nach Zerstörung der Vierhügel bleibt die reflectorische Pupillenverengerung aus. Erfolgt die Zerstörung der Vierhügel nur auf einer Seite, so bleibt diese Reflexbewegung nur an dem Auge der anderen Seite aus. Eine Gesichtswahrnehmung kommt in diesem subcorticalen Centrum der Vierhügel nicht zu Stande, sondern nur in der Sehsphäre des Grosshirns (S. 451). Endlich ist in dem

hinteren Vierhügelpaare nach Lewandowsky ein Hemmungscentrum für das Athemcentrum der Med. oblong. (S. 441, 477) gelegen.

Zwangsbewegungen. Fast bei allen einseitigen Verletzungen des Mittel- und Stammhirns, sei es des Streifenhügels oder des Sehhügels oder der Vierhügel oder der Hirnschenkel oder der Brücke oder endlich der Seitentheile des verlängerten Markes beobachtet man sog. Zwangsbewegungen. Bald treten unwillkürlich, scheinbar zwangsmässig, anhaltende bis zur Erschöpfung sich fortsetzende eigenthümliche Bewegungen der Rumpf- und Extremitätenmuskeln ein, bald nehmen die willkürlich intendirten Ortsbewegungen diese eigenthümlichen Formen an. Entweder wälzen sich die verletzten Thiere continuirlich um ihre Längsaxe nach der Seite der Verletzung: Rollbewegung, oder sie laufen in kleinen Kreisen nach rechts oder links herum, zumeist nach der, der Verletzung entgegengesetzten Seite: Reitbahnbewegung (Manègegang), oder sie bewegen ihren Vorderkörper im Kreise bald nach rechts, bald nach links um die Hinterbeine als feststehenden Mittelpunkt: Zeigerbewegung, oder die Thiere überschlagen sich bald vorwärts, bald rückwärts. Die convulsivischen Zusammenziehungen betreffen bald die Muskeln der gleichen, bald der entgegengesetzten Körperhälfte. Bei Verletzung eines Grosshirnschenkels oder eines Sehhügels tritt am häufigsten Reitbahnbewegung, nach Durchschneidung des Grosshirnschenkels dicht an der Brücke oder des Sehhügels Zeigerbewegung, nach Verletzung einer Seitenhälfte der Brücke oder des verlängerten Marks oder eines mittleren Kleinhirnschenkels Rollbewegung um die Längsaxe ein. Bemerkenswerth ist endlich, dass einseitige Verletzung eines mittleren Kleinhirnschenkels (Crus cerebelli ad pontem) eine eigenthümliche Abweichung in der Stellung beider Augen erzeugt (die sog. Magendie'sche Augenstellung), und zwar steht auf der verletzten Seite das Auge nach vorn und unten, während es auf der anderen Seite nach hinten und oben fixirt wird. Nach Steiner liegt die Ursache der Zwangsbewegungen in dem Ausfall der centralen, directen oder reflectorischen (motorischen) Innervation der einen Seite, welcher infolge der bilateral-symmetrischen Anlage des Wirbelthierkörpers die normalen gradlinigen Bewegungen in krummlinige umwandeln muss.

Kleinhirn. Den Zwangsbewegungen ähnliche Bewegungsstörungen treten auch nach Verletzung des Kleinhirns auf. Werden oberflächliche Schichten des Kleinhirns verletzt oder exstirpirt, so erfolgen die vom Thier intendirten Bewegungen unregelmässig und schwächer als zuvor, und zwar treten nach Verletzung einer Seitenhälfte des Kleinhirns Bewegungsstörungen in beiden Körperhälften auf. Nach gänzlicher Abtragung des kleinen Gehirns oder nur des Mittellappens taumeln die Thiere und sind nicht im Stande eine regelrechte Ortsbewegung auszuführen. Flourens hat daraufhin dem Kleinhirn Beziehungen zur Coordination der Bewegungen zugeschrieben, und auch die weitere Forschung ist

darüber nicht wesentlich hinausgekommen. Nach Luciani stellt das Kleinhirn mit seinen Anhängen ein relativ autonomes, vom Cerebrospinalsystem verschiedenes System dar. Jede Hälfte hat einen bilateralen Einfluss, vorzugsweise aber einen directen, und zwar wahrscheinlich über alle willkürlichen Muskeln, vorwiegend aber auf die der unteren resp. hinteren Gliedmaassen und auf die Strecker der Wirbelsäule. In pathologischen Fällen von Mangel oder krankhaften Störungen des Kleinhirns hat man mangelnde Sicherheit der Ortsbewegungen (cerebellare Ataxie): zickzackförmigen taumelnden Gang gleich dem eines Betrunkenen, Schwindelgefühle und Neigung zum Fallen, insbesondere vor- oder rückwärts, beim Menschen auch die Neigung bezw. einen Zwang zum Rückwärtsgehen oder die Vorstellung des Versinkens in die Tiefe beobachtet. Meynert spricht das Kleinhirn als Centralstation für den Muskelsinn an. Anderweitige Störungen haben sich dabei nicht constatiren lassen, weder schienen die geistigen Fähigkeiten noch die Sinneswahrnehmungen beeinträchtigt.

Die Hirnschenkel und die Varolsbrücke sind Leitungsorgane für die Fasern (Pyramidenbahnen), welche die willkürliche Erregung zu den Ganglienzellen der Vorderhörner tragen, daher ihre halbseitige Durchschneidung infolge Ausfalls eines Theils der Körpermuskeln zu Zwangsbewegungen führt. Ebenso treten durch sie die Fasern hindurch, welche die sensible Erregung von der Peripherie durch das Rückenmark zum Hirn tragen. Und zwar enthält nach Meynert der an der Hirnbasis gelegene Theil der Hirnschenkel, der sog. Hirnschenkelfuss die gesammten motorischen, der vor und um den Aquaeductus Sylvii gelegene, die sog. Haube die sensiblen Bahnen für den gesammten Körper (ausschliesslich des Seh- und Riechnerven).

Nach alledem ergibt sich über den Verlauf der Leitungsbahnen im Gehirn (vergl. Fig. 63, S. 446) Folgendes: Die motorischen Leitungsbahnen, die Pyramidenbahnen, verlaufen nach ihrer Kreuzung im verlängerten Mark ausschliesslich auf der gekreuzten Seite durch die Brücke, den Grosshirnschenkelfuss, weiter durch die innere Kapsel, die den Linsenkern (Nucleus lentiformis, Fig. 63) des Streifenhügels umschliesst, durch den Stabkranz (Fig. 64, P_1, S. 448) und enden in den Rindencentren im Bereiche des Scheitellappens. Auf diesem ganzen Verlaufe gehen sie nach Flechsig keine Verbindung mit irgend welchen Ganglien weder mit denen der Brücke noch mit denen des Streifen- oder Sehhügels ein. Höchst wahrscheinlich schliessen sich den Pyramidenbahnen auch die aus Kernen der Med. oblong. entspringenden motorischen Nerven für das Gesicht (N. facialis und hypoglossus) an und enden auch in der Hirnrinde des Scheitellappens. Von den sensiblen Bahnen der Med. oblong. zieht der Haupttheil ebenfalls durch die Brücke, an deren unterem Ende höchst wahrscheinlich die Kreuzung erfolgt (S. 445) weiter auf der gekreuzten Seite durch die Haube des Grosshirnschenkels und den Stabkranz und endet eben-

falls in der Rinde des Scheitellappens (Fühlsphäre). Daneben bestehen Bahnen zum Kleinhirn (Kleinhirnseitenstrangbahnen, S. 447).

Functionen des Gehirns der Frösche. Das Froschhirn besteht aus den beiden länglich-ovalen Grosshirnhemisphären, die vorn in die keulenförmigen Riechkolben, die Bulbi olfactorii, übergehen; hinten setzen sich zwei grosse kuglige Körper an, die Lobi optici oder Vierhügel. In dem Raum, den die nach hinten divergirenden medialen Ränder der Grosshirnlappen mit den vorderen und medialen Rändern der Vierhügel bilden, liegen zwei kleine pyramidale Körper, mit der Spitze nach vorn und durch eine Comissur verbunden, die Sehhügel oder Thalami optici. An die Vierhügel schliesst sich das verlängerte Mark an, das eine grosse Rautengrube (4. Ventrikel) enthält. Den kurzen Abschnitt des verlängerten Marks von den Vierhügeln bis zur Rautengrube bezeichnet man wohl auch als Kleinhirn. Hat man einem Frosch die Grosshirnlappen abgetragen, so beobachtet man dieselben Erscheinungen, wie bei enthirnten Vögeln (S. 449): jede willkürliche Bewegung ist erloschen und ebenso jede bewusste Empfindung. Daher sitzt ein so operirter Frosch Stunden, ja Tage lang ruhig da, ohne eine selbstständige Bewegung zu machen. Sobald er aber berührt oder anderweitig gereizt wird, macht er coordinirte Bewegungen, er springt wie ein normaler Frosch, bleibt aber alsdann wieder ruhig hocken, bis ein neuer Reiz auf ihn einwirkt. Setzt man ihn auf ein Brett und hebt oder senkt man langsam das eine Ende desselben, so sieht man ihn die zur Erhaltung des Gleichgewichtes unter der so veränderten Lage seines Körpers erforderlichen Bewegungen machen; erhebt man das eine Ende des Brettes, so sucht der Frosch den höchsten Punkt zu erreichen, er kriecht bis an den Rand des Brettes hinauf u. s. f. Bei Erhaltung des Mittelhirns reichen also die sensiblen und sensoriellen zu letzterem gelangenden Erregungen aus, um die für die Erhaltung des Gleichgewichtes erforderlichen Bewegungen reflectorisch auszulösen. Entfernt man aber noch weitere Theile des Gehirns einschliesslich der Vierhügel, so vermag der Frosch sein Gleichgewicht nicht mehr zu erhalten, er stürzt hinunter, sobald das eine Ende des Brettes, auf dem er sitzt, gehoben oder gesenkt wird. In den Vierhügeln ist nach Blaschko auch das Sehcentrum der Frösche gelegen. Sind die Grosshirnlappen, Thalami und Vierhügel entfernt, so zeigt der Frosch eine eigenthümliche Erscheinung, den Paton-Goltz'schen Quakreflex. Jedesmal wenn man einem solchen Frosch die Rückenhaut streicht, erfolgt ein Quakreflex mit maschinenartiger Regelmässigkeit, und zwar sind es die sensiblen Nerven des Rückens und des Rumpfes, deren Dehnung infolge Streichens den sensiblen Reiz abgibt. Demnach ist wahrscheinlich das Centrum für den Stimmakt in der Med. oblongata des Frosches gelegen.

Hemmung der Reflexe vom Hirn aus. Für das Studium der Reflexbewegungen benutzt man zweckmässig den decapitirten Frosch (S. 432), weil die Reflexthätigkeit des Rückenmarks am enthirnten Thiere im vollsten Umfange zur Erscheinung kommt. Thiere dagegen, welche im Besitz ihres Gehirns sind, zeigen auf die gleiche Reizung so gut wie gar keine Reflexbewegung, also ist zu schliessen, dass die Reflexthätigkeit vom Hirn aus gehemmt bez.

unterdrückt werden kann. In der That tritt auch am unversehrten Thiere die Reflexthätigkeit wieder in die Erscheinung, sobald das Gehirn, sei es im Schlafe oder unter der Einwirkung betäubender Mittel, sog. Narcotica (Opium, Aether, Chloroform, Alcohol), vorübergehend ausser Function gesetzt ist. Die Thiere vermögen durch den Willen Reflexbewegungen zu unterdrücken; ist der Wille eliminirt, wie beim decapitirten oder narcotisirten oder schlafenden Thiere, so treten Reflexe prompt ein. Man hat sich vorgestellt, dass vom Hirn Reflexhemmungsfasern zu den Ganglienzellen der Vorderhörner heruntergehen; schickt nun der Wille eine Erregung in diese Fasern hinunter, so wird dadurch die Uebertragung der sensiblen Erregung in der Ganglienzelle auf die motorische Faser verhindert (oder im Sinne der modernen Neuronenlehre [S. 426] die Uebertragung der Erregung vom sensiblen Neuron [Fig. 61, s g, S. 425] durch die Collaterale [c l] zum motorischen Neuron [m g]), und zwar etwa in der Weise, als ob diese in entgegengesetzter Richtung einbrechenden Erregungen, die sensible und die vom Willen gesetzte, gewissermassen durch Interferenz einander aufhöben. Die Vorstellung einer solchen Interferenzwirkung zweier Erregungen erschien um so plausibler, als man fand, dass man z. B. die auf Reizung der Haut eines decapitirten Thieres regelmässig eintretenden Reflexbewegungen hemmen kann, wenn man gleichzeitig an einer anderen Körperstelle eine intensive sensible Erregung applicirt; so bleiben die Abwehrbewegungen des enthirnten Frosches auf Kneipen des Fusses aus, wenn gleichzeitig am anderen Hinterbein oder am Vorderbein eine starke sensible Erregung gesetzt wird, z. B. durch ein Band diese Theile kräftig zusammengeschnürt werden. Indess ist die Annahme solch' reflexhemmender Nervenfasern oder gar die Hypothese von Reflexhemmungscentren wohl unnöthig. Die Reflexhemmungen infolge gleichzeitiger Reizung zweier sensiblen Nerven lassen sich vielmehr nach S c h l ö s s e r in denjenigen Fällen, in welchen jeder von beiden Reizen eine antagonistische Bewegung auslöst, einfach erklären; hier muss nothwendigerweise jeder Effect der Reizung ausbleiben. Hierher gehört wahrscheinlich auch die willkürliche Hemmung des Niesens, des Hustens, des (reflectorischen) Lachens u. A., insofern durch den Willen antagonistische Bewegungen angeregt und dadurch der Erfolg der Reflexbewegungen aufgehoben wird. Es können also Reflexbewegungen auch durch I n n e r v a t i o n a n t a g o n i s t i s c h e r C e n t r e n gehemmt werden. Bemerkenswerth ist endlich die von H e i d e n h a i n und B u b n o f f ermittelte Thatsache, dass, wenn durch reflectorische Erregung oder s t a r k e electrische Reizung eines motorischen Rindenfeldes (S. 450) anhaltende Contraction (Contractur) der zugehörigen Muskeln hervorgerufen ist, dann s c h w a c h e Reizung dieses oder beliebiger anderer Rindenfelder die Contraction aufhebt; also bedingt Reizung desselben Rindenfeldes, je nach der Stärke des Reizes, motorische Erregung oder hemmt bez. beseitigt eine vorhandene Erregung.

Mitbewegung und Mitempfindung. Von den Centralorganen, insbesondere vom Gehirn, werden die sog. Mitbewegung und Mitempfindung vermittelt. Unter Mitbewegung versteht man Bewegungen, die ohne den Willen neben den willkürlich intendirten Bewegungen eintreten, so die Contractionen der Gesichtsmuskeln bei heftiger Anstrengung, die Verengerung der Pupille bei Einwärtsdrehung des Auges (Contraction des M. rectus internus). Diese Mitbewegungen kommen dadurch zu Stande, dass der Wille die intendirte Erregung nicht genügend localisiren oder isoliren kann und daher ausser den für die beabsichtigte Bewegung erforderlichen Ganglien (Neuronen) gleichzeitig noch benachbarte und mit letzteren in Verbindung stehende Ganglien erregt; es schiesst gewissermassen die Erregung über die intendirte In- und Extensität hinaus. Verbreitet sich umgekehrt eine Empfindung (meist den Gemeingefühlen angehörig, so Schmerz, Schauder, Kitzel), über den Bereich der direct angegriffenen Stelle hinaus, so die Schmerzhaftigkeit einer ganzen Gesichtshälfte infolge von Zahnschmerz, das Gefühl des Schauderns über die ganze Haut oder das eigenthümliche Gefühl in den Zähnen beim Hören schriller Töne (Kratzen auf Glas), so spricht man von Mitempfindung. Auch diese kommt dadurch zu Stande, dass die in einer die Empfindung vermittelnden Ganglienzelle des Gehirns anlangende Erregung vermöge ihrer Intensität auf benachbarte, mit jener in contactartiger Verbindung stehende Empfindungsapparate sich verbreitet, sodass ausser der direct afficirten Partie noch weitere sensible Bezirke in Mitleidenschaft gezogen werden. Der Vorgang der Mitempfindung ist also ebenfalls ein rein centraler; man bezeichnet ihn besser als Irradiation der Empfindung.

Reactionszeit. Eine Vorstellung vom zeitlichen Ablauf der Processe in den Centralorganen des Nervensystems gewinnt man durch Feststellung der Reactionszeit, d. h. der Zeit, die von dem Moment verfliesst, wo ein Sinneseindruck z. B. eine Licht-, Schall- oder Gefühlserregung ein Individuum trifft, bis zu dem Moment, wo dasselbe auf die Wahrnehmung jener Erregung mit einer verabredeten Bewegung z. B. der Hand antwortet. Nach Exner's Zusammenstellung seiner eigenen Versuche, sowie derjenigen von v. Helmholtz, Donders und v. Vintschgau beträgt die Reactionszeit auf eine momentane Licht- oder Schallempfindung 0,11—0,14 Secunde, auf einen electrischen Schlag in die Haut der Stirn oder Hand 0,14 Secunden. Diese Zeit setzt sich zusammen (vergl. Fig. 61, S. 425) aus der Leitung der Erregung in den sensiblen oder sensorischen Neuronen, der Umsetzung der Erregung in denen der Hirnrinde zu einer Empfindung und Wahrnehmung, dem darauf folgenden Impulse der motorischen Hirnneurone, der Leitung dieses Impulses vom Gehirn zum Rückenmark und mittels Uebertragung auf das entsprechende motorische Neuron bis zu den Muskeln, welche das verabredete Signal geben. Ist daher eine dieser Bahnen erheblich länger, so z. B. die der sensiblen Erregung, so verlängert sich auch die Reactionszeit; so beträgt sie beim electrischen Schlag in die Zehen 0,18 Secunden oder fast $^1/_3$ mehr als bei electrischer Reizung der Hand. Die Reactionszeit hängt ferner von der Indi-

vidualität ab, sie wird kleiner durch Uebung und mit zunehmender Stärke des Sinneseindruckes und umgekehrt grösser durch Ermüdung.

Stoffwechsel des Centralnervensystems. Dass die Ganglien, wenigstens bei den Warmblütern, einen im Vergleich zu den Nervenfasern (S. 408) sehr regen Stoffwechsel haben, lässt sich a priori vermuthen, weil die Nervenstämme ausserordentlich arm an Gefässen sind, während überall da, wo Ganglienzellen vorkommen, reichlich Blutgefässe angetroffen werden, sodann weil die Absperrung der Blutzufuhr zu den Ganglienzellen diese schnell functionsunfähig macht, während in den Nervenfasern der deletäre Einfluss der Blutabsperrung sich erst nach längerer Zeit geltend macht.

Unterbindet man beim Warmblüter die Bauchaorta oberhalb der Nierenarterien, so tritt sehr bald Lähmung der Hinterbeine ein; wird das Unterband entfernt, so kann, wenn die Absperrung nicht zu lange gedauert hat, die Lähmung wieder schwinden (Stensen'scher Versuch, 1667). Dass in diesem Falle die fast momentane Lähmung auf Absperrung der Blutzufuhr durch die Aa. spinales zum unteren Theil des Rückenmarks zurückzuführen ist, ergibt sich nach Schiffer daraus, dass auch die Sphincteren der Blase und des Mastdarms gelähmt sind (S. 433) und dass die directe Erregung der gelähmten Muskeln noch Contraction zur Folge hat. Legt man daher die Ligatur tiefer, unmittelbar vor der Theilung der Aorta in die beiden Aa. iliacae an, sodass das Rückenmark noch Blut erhält, so tritt die Lähmung der Beine erst nach 2—4 Stunden auf, wenn infolge mangelnder Blutzufuhr die Muskeln selbst ihre Erregbarkeit eingebüsst haben (S. 345).

Die exquisite Abhängigkeit der grauen Substanz von der Blutzufuhr lässt sich noch schlagender am Hirn nachweisen. Das Gehirn erhält durch 4 starke Arterien sein Blut, nämlich beide Aa. vertebrales und beide Carotiden. Das Blut, das die ersteren zuführen, communicirt durch die Art. basilaris mit beiden Carotiden, nach vorn ist eine Communication durch den Circulus arteriosus Willisii (1664) hergestellt, sodass für eine möglichst gleiche Vertheilung des Blutes unter Ausgleichung etwaiger Druckunterschiede Sorge getragen scheint. Man kann daher von diesen 4 Arterien eine, zwei, ja drei nach einander unterbinden, ohne jeden Schaden; erst wenn man die vierte verschliesst, sodass die arterielle Blutzufuhr zum Hirn sistirt ist, treten, wie Kussmaul und Tenner (1857) gefunden, fallsuchtähnliche Krämpfe auf, ganz wie bei rascher Verblutung. Diese Krämpfe sind als Erstickungskrämpfe zu deuten, indem mangels Zufuhr arteriellen, sauerstoffreichen Blutes zum Hirn die gesteigerte Venosität des Blutes (das Erstickungsblut) als Reiz auf die motorischen Ganglien des verlängerten Marks (S. 439) wirkt und allgemeine Krämpfe auslöst. Ausserdem sind die einzelnen Gefässe des Gehirns von Lymphräumen umgeben (circumvasculäres Lymphgefässsystem, S. 189), sodass der Druck des Blutes sich

mit Hilfe dieser in den Lymphräumen befindlichen Flüssigkeit leichter ausgleichen kann. Dennoch sind am Gehirn Druckschwankungen bemerkbar, die von den In- und Exspirationsbewegungen herrühren. Bei geöffneter Schädelhöhle oder bei ganz jungen Kindern, deren Fontanelle (Nähte zwischen Stirn- und Scheitelbein) noch offen ist, kann man direct ein An- und Abschwellen des Gehirns beobachten, entsprechend den Athmungsschwankungen des Blutdruckes (S. 112), und zwar das Anschwellen infolge der inspiratorischen Steigerung und das Abschwellen infolge der exspiratorischen Abnahme des Blutdruckes. Auf diese respiratorischen Druckschwankungen beobachtet man noch kleinere, aber frequentere Schwankungen aufgetragen, entsprechend den einzelnen Herzsystolen, die pulsatorischen Schwankungen, in erster Reihe von der Pulsation der mächtigen basalen Hirnarterien herrührend.

Ein solches Anschwellen des Hirns ist nur denkbar, wenn das Organ den Schädelraum nicht völlig erfüllt. Nun existirt allerdings so viel Raum, als das Hirn für diese rhythmischen Bewegungen bedarf, aber dieser Raum zwischen der Arachnoidea und Pia ist mit seröser Flüssigkeit, der Cerebrospinalflüssigkeit (Hirnwasser, S. 197) erfüllt. Für das Zustandekommen der Bewegungen des Gehirns ist diese Flüssigkeit nach Donders deshalb wichtig, weil sie den Druck gleichmässig fortpflanzt und so alle inspiratorischen und systolischen Zunahmen des Arterienvolums auf die Stelle des nicht Widerstand leistenden Theiles der Hirnhüllen (Dura) concentrirt. Lässt man durch Anstechen die Flüssigkeit ablaufen, so werden die Bewegungen bis zum Verschwinden klein. Der absolute Betrag von Hirnwasser, Blut und Lymphe bildet eine unveränderliche Grösse, daher Mehrung oder Minderung der Blutmenge allein entgegengesetzte gleich grosse Aenderungen in der Menge der anderen beiden Hirnflüssigkeiten zur Folge hat. Das Hirnwasser kann vermöge der directen Communication zwischen dem Arachnoidealraum des Hirns und Rückenmarks bei Ueberdruck zum entsprechenden Theil in den Rückgratscanal abfliessen, dessen Wandungen zum Theil von dehnbaren Bändern gebildet werden. Eine Drucksteigerung in der Schädelhöhle kann somit weder durch vermehrten Blutzufluss noch durch zu reichliche Bildung von Hirnwasser zu Stande kommen, vielmehr bedarf es dazu noch eines erschwerten Abflusses des venösen Blutes oder der Lymphe bez. des Hirnwassers.

Bei sehr gesteigertem Druck auf das Hirn schwindet das Bewusstsein und kann bei Entfernung des Druckes wieder zurückkehren. Lang anhaltende Compression stärkeren Grades wirkt meist tödtlich, unter starkem Absinken des Blutdruckes und enormer Verlangsamung der Pulse. Umgekehrt führt ungenügende Blutzufuhr (Anämie) oder vorübergehende unvollständige Absperrung der Blutzufuhr (Ischämie) zu Schwindel, Ohnmacht, Schwäche, Uebelkeit, Erbrechen, Ohrensausen, Pulsverlangsamung etc. Ein anämischer Mensch, der die Folgen verminderten Blutdrucks in sitzender Stellung zeigt, kann bei Lage auf dem Rücken diesen Folgen entzogen werden, indem bei horizontaler Lage wieder mehr Blut zum Hirn fliesst.

Schlaf. Als weiterer Beweis für den reichlichen Stoffverbrauch der Nervencentren und die bei ihrer Thätigkeit, analog wie beim Muskel, zu be-

obachtende Ermüdungserscheinung hat man den Schlaf angesprochen. In derselben Weise wie bei anderen energisch arbeitenden Organen, Muskeln und Drüsen, nur durch Abwechslung von Ruhe und Thätigkeit eine passende Ernährung stattfinden kann, ebenso ist für das Gehirn, dessen Thätigkeit höchst wahrscheinlich mit einem beträchtlichen Stoffverbrauch einhergeht, von Zeit zu Zeit Ruhe erforderlich. Im Allgemeinen bedarf ein erwachsener arbeitender Mann mindestens eines sechsstündigen Schlafes. Greise, die weniger körperliche und geistige Arbeit verrichten, können bei kürzerem Schlaf bestehen. Bei manchen Thieren geht während der kälteren Jahreszeit der Schlaf in den sog. lethargischen Winterschlaf über (S. 315), ebenso bei den Föten. Auch in der ersten Zeit des extrauterinen Lebens der Thiere wird noch der grösste Theil der Zeit verschlafen, so bei Kindern in den ersten 3—4 Monaten etwa $^3/_4$—$^4/_5$ der Zeit. Während des Schlafes befinden sich die Thiere in einem Zustand analog demjenigen, der nach künstlicher Entfernung der Grosshirnhemisphären zu beobachten ist (S. 449); weder gelangen Sinneseindrücke, welcher Art auch immer, zur Wahrnehmung, noch werden willkürliche Bewegungen ausgeführt. Es ruht also die eigentliche Seelenthätigkeit und zwar, je nachdem der Schlaf tief oder weniger tief, leise ist, vollständig oder zum grössten Theil. Dagegen gehen, wie bei enthirnten Thieren, die automatischen und reflectorischen Bewegungen ungestört vor sich, so die Athmung, die Herzthätigkeit und die geordneten Reflexbewegungen. Ruht die Hirnthätigkeit nicht vollständig, ist der Schlaf leise oder das Erwachen aus dem Schlafe nahe, so können sich in der Psyche Vorstellungen abspielen, die dunkel zum Bewusstsein gelangen, die „Träume“, deren Inhalt meist aus der Aussenwelt früher aufgenommene Eindrücke bilden, welche von der Psyche festgehalten im Schlaf reproducirt werden. Die Traumvorstellungen können, dem Thier unbewusst, Bewegungen induciren, es kann, wie bei Affecten, unter Umständen zum Sprechen. Weinen, Heulen etc. kommen. Liegt auch dem Schlaf höchst wahrscheinlich eine Ermüdung der grauen Substanz infolge ihrer Thätigkeit zu Grunde, so wissen wir doch nicht, welcher oder welche Stoffe diese Ermüdung bewirken; mit wenig Recht hat man die Milchsäure als den eigentlichen Ermüdungsstoff angesprochen. Wohl aber ist es durch Beobachtungen von Pflüger und Strümpell sicher gestellt, dass Thiere, von denen alle sensiblen und sensoriellen Erregungen ferngehalten werden, in Schlaf verfallen, und dem entspricht es auch, dass der Schlaf um so leichter eintritt, je weniger Sinneseindrücke dem Gehirn zugeleitet werden. Starke Sinneseindrücke vermögen daher den Schlaf zu unterbrechen, führen Erwachen herbei, das, je nachdem das Gehirn ausgeruht ist oder nicht, anhalten oder wieder in Schlaf übergehen kann. Bei den Menschen ist die Tiefe des Schlafes meist individuell; im Allgemeinen erreicht sie, gemessen nach der Reizstärke, die den Schlafenden zu erwecken vermag, nach Kohlschütter innerhalb der ersten 2 Stunden ihr Maximum und nimmt bis gegen Morgen d. h. bis zum Erwachen langsam ab. Im Schlaf geht auch die Thätigkeit der vegetativen Organe herunter. Von den Thieren haben die Pferde im Allgemeinen einen leisen Schlaf, die Rinder einen tiefen Schlaf. Bei den Hunden wechselt die Tiefe des Schlafes ebenfalls individuell; bemerkenswerth ist, dass gerade Hunde zum Träumen sehr disponirt sind, auch hört man sie nicht selten während des Schlafes bellen und heulen.

Hirnnerven.

Die drei specifischen Sinnesnerven, der N. olfactorius (I), opticus (II) und acusticus (VIII) sind als Hirntheile zu betrachten, wie dies besonders deutlich im fötalen Zustand hervortritt. Ihre Nervenfäden sind viel zarter und mit weniger starken Markscheiden ausgestattet, als die der übrigen Hirnnerven. Wir werden diese Nerven bei der Lehre vom Geruchs-, Gesichts- und Gehörsinn näher betrachten. Die Durchschneidung dieser spec. Sinnesnerven ist nicht von Schmerzempfindungen begleitet. Solche spec. Sinnesnerven, welche uns über Objecte und Vorgänge der Aussenwelt orientiren, bezeichnet man auch als „sensorielle Nerven“.

Der Ursprung des N. oculomotorius (III) lässt sich bis zu einem Kern am Boden des 4. Ventrikels (S. 439) verfolgen. Er versorgt die äusseren Augenmuskeln und zwar den M. rectus sup., inf., int., den M. obliquus inf., den M. levator palpebrae sup., bei den Säugethieren noch den M. retractor bulbi, welcher innerhalb der von den vier geraden Augenmuskeln gebildeten Pyramide den Opticus umfassend zur Sclerotica läuft. Ausserdem versieht er den M. circularis iridis (sphincter pupillae), verengt also die Pupille und innervirt endlich noch den Ciliarmuskel oder Tensor chorioideae, welcher der Accommodation, der Einrichtung des Auges für die Nähe, vorsteht; auf diesen kommen wir beim Gesichtssinn zurück. Obwohl demnach der Oculomotorius nur kurze platte und runde Muskeln versieht, enthält er doch beim Menschen gegen 15000 Nervenfasern, relativ mehr als die anderen motorischen Hirnnerven. Auf die Innervation eines jeden Muskels mit so zahlreichen Nervenfasern ist es wohl zurückzuführen, dass die Thiere so ausserordentlich feine Bewegungen mit ihren Augenmuskeln ausführen können (S. 399). Dass bei Reizung des Opticus durch in das Auge fallendes helles Licht die Erregung in den Vierhügeln auf den Oculomotorius übertragen wird und so zu reflectorischer Pupillenverengerung führt, haben wir bereits gesehen (S. 454). Es müssen also die Kerne beider Nerven, des Opticus und Oculomotorius, in den Vierhügeln mit einander in Verbindung stehen. Zwischen den Kernen der Oculomotorii beider Seiten muss bei manchen Thieren (Mensch, Affe, Hund, Katze) im Hirn eine innige Verbindung bestehen, wie daraus hervorgeht, dass, auch wenn Licht nur in ein Auge fällt, doch stets in beiden Augen die Pupille sich verengt (consensuelle Pupillarreaction); es sind dies Thiere, bei denen eine Halbkreuzung (Semidecussation) der Opticusfasern im Chiasma stattfindet. Bei Thieren mit totaler Kreuzung, wie Einhufer (Pferd, Esel), Eule und beim Kaninchen, bei dem nur wenige Fasern der Kreuzung entgehen, bleibt nach Steinach der Pupillarreflex auf das belichtete Auge beschränkt. Endlich scheint auch central ein Zusammenhang zwischen den Fasern, welche zum Sphincter pupillae, und denen, welche zum Rectus internus gehen, zu bestehen; denn jedesmal wenn das Auge

einwärts gewandt wird, verengt sich die Pupille. Auch dieses Vorganges von Mitbewegung ist bereits gedacht worden (S. 459). Nach Durchschneidung oder Lähmung eines Oculomotorius sinkt das obere Augenlid herab (Ptosis), der Augapfel, der nur noch wenig beweglich ist, wird durch den vom N. abducens (VI) versorgten M. rectus externus schläfenwärts gedreht (Schielen nach aussen: Strabismus divergens) und tritt infolge Lähmung des Retractor mehr aus der Orbita hervor. Die etwas erweiterte Pupille ist auf Lichtreiz reactionslos und das Sehen in der Nähe infolge Lähmung des Accommodationsmuskels undeutlich.

Der vierte und kleinste Hirnnerv, der N. trochlearis, lässt sich durch die Querfasern des Pons bis zu einer grauen Masse am Boden des Aquaeductus Sylvii (Trochleariskern) verfolgen; er versorgt den M. obliquus sup. Nach seiner Durchschneidung ist die Drehung des Augapfels nach unten und aussen (schläfenwärts), die der Miene etwas ungemein Pathetisches ertheilt (daher der Nerv auch N. patheticus heisst), aufgehoben, der Augapfel ist daher nach oben und innen (nasalwärts) gestellt. Infolge dessen kommt es bei einseitiger Trochlearislähmung beim Fixiren eines Gegenstandes mit beiden Augen zu schief übereinanderstehenden gleichnamigen Doppelbildern, und zwar ist das vom Auge der gelähmten Seite entworfene Bild das tieferstehende; die oberen Spitzen der Bilder sind gegen einander geneigt. Bei Säugern soll der Trochlearis eine Portion des M. retractor bulbi versorgen, daher nach seiner Durchschneidung der Bulbus dieser Seite etwas hervorsteht.

Der N. abducens (VI), welcher aus einer grauen Masse am Boden der Rautengrube entspringt (Abducenskern), geht nur zum M. rectus ext. des Auges. Ist dieser Nerv gelähmt, so stellt sich infolge Retraction des antagonistischen M. rectus int. Einwärtsdrehung des Auges, Schielen nach innen (Strabismus convergens) ein.

Alle Augenmuskelnerven (III, IV, VI) erhalten in ihrem peripheren Verlauf sensible Fasern vom Trigeminus beigemischt.

Der fünfte Hirnnerv, der N. trigeminus, entspringt wie ein Rückenmarksnerv mit zwei Wurzeln, einer vorderen kleineren motorischen (Portio minor) von den grauen Kernen der Med. obl., welche die Fortsetzung der Vorderhörner bilden (S. 439), am Boden des vierten Ventrikels und mit einer hinteren grösseren sensiblen (Portio major), die sich tief in die Corpora restiformia der Med. oblong., ziemlich bis zur Grenze gegen das Halsmark verfolgen lässt. An dieser hinteren Wurzel findet sich noch das Ganglion Gasseri, und kurz dahinter verbinden sich beide Wurzeln zu einem gemischten Nervenstamm, der sich dann in drei grosse Aeste: den Augen-, Oberkiefer- und Unterkieferast spaltet. Von dem letzteren treten die motorischen Fasern als R. crotaphitico-buccinatorius ab und versehen die Kaumuskeln der entsprechenden Seite (mit Ausnahme des Buccinator): den M. masseter, tem-

poralis, pterygoideus ext. und int.; ein anderer Theil geht in den R. alveolaris inf. über, um den M. mylohyoideus, den vorderen Bauch des M. digastricus, den Tensor palati mollis und den Tensor tympani zu innerviren. Der sensible Theil des Trigeminus ist wesentlich Gefühlsnerv für die Kopf- und Gesichtshaut der entsprechenden Seite, ebenso für die Dura mater, den Augapfel, Nasen- und Mundschleimhaut, Vorderfläche des äusseren Ohrs und äusseren Gehörgang. Durchschneidet man daher den Stamm des Trigeminus in der Schädelhöhle, eine Operation, die Fodera zuerst (1823) ausgeführt und Magendie besonders ausgebildet hat, so findet man zunächst vollständige Anästhesie der betreffenden Kopfhälfte. Ferner wird infolge Lähmung der gleichseitigen Kaumuskeln der Unterkiefer, hauptsächlich durch die Wirkung der Mm. pterygoidei der anderen Seite, nach der gelähmten Seite hinübergezogen. Ueberleben die Thiere die einseitige Durchschneidung des Trigeminus längere Zeit, so werden die Zähne der gelähmten Kieferhälfte ganz schief abgeschliffen. Da der N. lingualis vom Trigeminus die Zunge mit Empfindlichkeit versorgt, so ist nach Durchschneidung des Trigeminus die gleichseitige Hälfte der Zunge, ebenso wie die der Maulschleimhaut unempfindlich, infolge dessen wird diese bei der einseitigen Wirkung der Kaumuskeln leicht verletzt, die Thiere beissen sich in die unempfindliche Zunge. Wegen der Anästhesie des vom Trigeminus versorgten Auges ist der Reflexakt des Schlusses der Augenlidspalte auf Reizung der Augenbindehaut (S. 439) aufgehoben (während der willkürliche Schluss des Auges, der vom N. facialis vermittelt wird, fortbesteht). Es ist daher das Auge nun allen äusseren Schädlichkeiten ausgesetzt; kleine in das Auge fallende Körperchen werden infolge Lähmung des Trigeminus nicht mehr reflectorisch durch den Lidschlag entfernt, bleiben auf der Hornhaut liegen, die ihrerseits mangels des Lidschlags nicht genügend mit der Thränenfeuchtigkeit benetzt und daher trocken wird und ihre Durchsichtigkeit einbüsst. Ausserdem enthält der N. lingualis des Trigeminus für die vorderen zwei Drittel der Zunge bis zu den Papillae vallatae auch die Geschmacksfasern. Von den Nasenästen des Trigeminus wird der Reflex des Niesens (S. 439) ausgelöst, und dies deutet darauf hin, dass die Kerne des Trigeminus in der Med. oblong. in inniger Verbindung mit dem Centrum stehen, von dem die Exspiratoren innervirt werden. Das Niesen, welches eintritt, wenn man in die Sonne sieht, muss nach Brücke wohl so gedeutet werden, dass die Erregung der Ciliaräste des Trigeminus durch das Sonnenlicht im Centralorgan auf diejenigen Ganglienzellen irradiirt, in welchen die Nasenäste des Trigeminus enden (daher die Empfindung von Kriebeln in der Nase), und erst von diesen aus reflectorisch die Exspirationsbewegung des Niesens eingeleitet wird. Sehr starke (chemische) Reizung der Nasenschleimhaut ruft nach Hering und Kratschmer langdauernden Exspirationsstillstand hervor (S. 477).

Weiter sollte der Trigeminus secretorische Fasern, welche direct die Drüsensecretion beeinflussen, und zwar solche für die Thränendrüse enthalten, allein F. Krause hat gezeigt, dass Entfernung des Trigeminus und des Gasser'schen Ganglion ohne Einfluss auf die Thränensecretion ist; diese wird vielmehr vom N. facialis (VII) vermittelt. Durch Reizung aller sensiblen Hirnnerven wie der oberen Spinalnerven kann reflectorisch Thränenabsonderung hervorgerufen werden. So bilden Aeste des Trigeminus z. B. die Ciliaräste beim Blicken in die Sonne, die Infraorbitaläste bei Berührung der Conjunctiva, die Nasenäste bei mechanischer oder chemischer Reizung der Nasenschleimhaut die sensible Bahn, deren Erregung sich im Centrum auf den N. facialis überträgt. Die in der Bahn des Trigeminus verlaufenden Secretionsfasern für die Submaxillardrüse entstammen, wie wir sehen werden, gleichfalls dem N. facialis und sollen erst dort (S. 468) besprochen werden. Ist der Trigeminus auch nicht Secretionsnerv für die Speicheldrüsen, so enthält er doch Fasern, die reflectorisch die Absonderung der Speicheldrüsen hervorrufen; es sind dies seine sensiblen Fasern, welche in der Mund- und Zungenschleimhaut sich sich verbreiten, deren Erregung durch die in die Mundhöhle eingeführte Nahrung erfolgt und zwar um so stärker, je trockner dieselbe, und in der Med. oblong. (S. 440) auf die Secretionsfasern für die Speicheldrüsen übertragen wird. Den secretorischen Nerv für die Orbitaldrüse bildet ein Zweig vom N. buccinatorius. Ferner führt der Trigeminus (und zwar zumeist der N. infraorbitalis) secretorische Fasern für die Schweissdrüsen der Gesichtshaut beim Pferde und der Rüsselscheibe beim Schwein. Endlich enthält der Trigeminus gefässverengernde, vasomotorische Fasern für das Auge, für die Nasenhöhle und einen Theil der Mundhöhle, Fasern, die höchstwahrscheinlich dem Sympathicus entstammen und sich nur den Bahnen des Trigeminus zugesellen. Nach Durchschneidung des Trigeminus sind daher die Gefässe der angeführten Partien erweitert. Der N. lingualis vom Trigeminus enthält auch die gefässerweiternden Fasern für die Zunge (von der Chorda tympani stammend).

Man hat dem Trigeminus auch noch trophische Fasern zugeschrieben d. h. solche, welche direct die Ernährung der Gewebe beherrschen sollen. Wird nämlich der Trigeminus einseitig in der Schädelhöhle durchschnitten, so beobachtet man, abgesehen von der Unempfindlichkeit des gleichseitigen Augapfels, dass sehr bald die Conjunctiva sich stark röthet und mit eitrigem Schleim bedeckt; die Hornhaut verliert ihre Durchsichtigkeit, ihr oberflächliches Epithel stösst sich ab, dann entzündet sich die Hornhaut, es entstehen eitrige Geschwürchen darin, die Entzündung verbreitet sich auf die tieferen Theile des Auges, schliesslich brechen die Geschwüre durch, das ganze Auge vereitert und wird zerstört. Man nennt diese eitrige Entzündung des ganzen Augapfels: Panophthalmie oder Trigeminusophthalmie. Schon Schiff hat in der Unempfindlichkeit des Auges und in dem infolge dessen aufgehobenen Reflexschluss der Augenlider die Ursache dafür erkannt, dass aus der

Luft in das Auge gelangende feste Partikelchen nicht mehr durch die Lidbewegung entfernt werden; nur sollte das infolge der gleichzeitigen Gefässlähmung blutüberfüllte Auge zu Entzündungen leichter disponirt sein und daher schon jene festhaftenden Partikelchen eine Entzündung herbeiführen (neuroparalytische Entzündung). Weiter zeigte Snellen (1855), dass die Entzündungserscheinungen ausbleiben, wenn nach der Durchschneidung des Trigeminus das unempfindliche Auge der operirten Seite vor dem Zutritt äusserer Schädlichkeiten bewahrt wird, indem man entweder die Augenlider zunäht und noch einen empfindlichen Theil, z. B. beim Kaninchen das Ohr derselben Seite, so vor das Auge näht, dass die hintere Ohrfläche, welche nicht vom Trigeminus, sondern vom R. auricularis n. vagi mit sensiblen Fasern versorgt wird, nach vorn liegt, oder, wie dies Meissner und Büttner gethan, eine steife Lederkapsel vor das unempfindliche Auge befestigt. Es bedarf nicht einmal zur Verhütung der Entzündung eines absoluten Abschlusses des gefühllosen Augapfels, vielmehr genügt es schon, wenn man ein durchbrochenes feines Drahtgitter, z. B. den Deckel einer Tabakspfeife vor das Auge befestigt. In gleicher Weise können die Geschwüre der Nasen- und Maulschleimhaut der Thiere auf mechanische Ursachen zurückgeführt werden. Infolge der Unempfindlichkeit der Nasenschleimhaut der operirten Seite ist die Reflexbewegung des Niesens aufgehoben, welche durch die in die Nase eindringenden Fremdkörper hervorgerufen wird und die zur Ausstossung des eingedrungenen Fremdkörpers durch einen kräftigen Exspirationsstoss führt (S. 439). Der durch die liegen bleibenden Fremdkörper unterhaltene Reiz führt zu Entzündungen und zur Bildung von Geschwüren. Ebenso entstehen die Geschwüre der Maulschleimhaut dadurch, dass die Thiere sich in die unempfindliche Zunge und in die Schleimhaut der Backen beissen, und diese häufige Verletzung der Maulschleimhaut durch die Zähne hat Geschwürsbildung zur Folge. Demnach liegt für die Annahme besonderer trophischer Fasern im Trigeminus bislang kein stichhaltiger Grund vor, um so weniger, als der Trigeminus auch die gefässverengenden und wahrscheinlich auch die gefässerweiternden Fasern enthält, von denen nach Hippel und Grünhagen die normale Ernährung des Bulbus in erster Linie abhängt.

Die im N. lingualis verlaufenden Geschmacksfasern werden durch die Chorda tympani vom N. facialis (S. 468) dem Lingualis beigemischt. Nach Brücke u. A. sollen diese Fasern folgenden Weg vom Centrum nach der Peripherie nehmen: Wurzel des Glossopharyngeus, Gangl. petrosum, Plexus tympanicus, N. petrosus superf. min., Ganglion oticum, Chorda tympani, N. lingualis trigemini.

Der N. facialis (VII), der aus einer grauen Masse am Boden des IV. Ventrikels (Facialiskern) entspringt, ist ein rein motorischer Nerv, er versieht die Muskeln des Gesichts (deshalb auch „mimischer Nerv" genannt), und zwar den M. frontalis, M. corrugator supercilii, orbicularis palpebrarum, die Muskeln der Wange, darunter den zu den Kaumuskeln gehörigen M. buccinator, ebenso die äusseren Ohrmuskeln, ferner den M. levator alae nasi; wegen der Wirkung des letzteren heisst er der „Athmungsnerv des Gesichts". Auch die Muskeln des Mundes, der Ober-

und Unterlippe werden von ihm versorgt, endlich gehen Zweige von ihm zum Platysma myoides, zum M. stylohyoideus und zum hinteren Bauch des Digastricus, bei Thieren auch zum M. stylomaxillaris. Bei den Thieren mit beweglichem Rüssel ist der Ast des Facialis zum Rüssel sehr stark, so z. B. beim Elephanten etwa so stark wie der Ischiadicus des Menschen. Die beweglichen Barthaare der Thiere erhalten die Muskelfasern ihres Haarbalgs vom Facialis innervirt. In dem Maasse als bei den Thieren die Gesichtsmuskulatur und der Gesichtsausdruck abnimmt, wird auch der Facialis dünner. Nach seinem Eintritt in den Fallopi'schen Canal des Felsenbeins bildet der Facialis das Ganglion geniculi und entsendet von diesem den N. petrosus superficialis major zum Gangl. spheno-palatinum, von dem der N. palatinus posterior zur Uvula geht und den M. levator palati mollis und azygos uvulae versorgt; diese Innervation kommt für die concomitirende Athembewegung des Gaumens (S. 102), sowie für den Schluckakt (S. 131) in Betracht. Gleich hinter dem Ganglion geniculi geht ein Zweig zum M. stapedius ab. Ursprünglich ein rein motorischer Nerv, nimmt der Facialis im Fallopi'schen Canal durch den N. petrosus superficialis major sensible Fasern vom Trigeminus auf, geht dann nach seinem Austritt aus dem For. stylomastoideum noch zahlreiche Verbindungen mit Fasern des Trigeminus, des Vagus und der Halsnerven ein, daher nur seine Durchschneidung in der Schädelhöhle nicht von Schmerzempfindungen begleitet ist. Endlich führt der Facialis gefässverengernde Fasern für Augen, Wangen und Lippen.

Abgesehen von diesen motorischen Fasern enthält der Facialis secretorische Fasern für die Thränendrüse, sowie für die Submaxillar- und Sublingualdrüse, welch' letztere in der Bahn der Chorda tympani verlaufen. Die Chorda tympani, die im Fallopi'schen Canal hinter dem Ganglion geniculi abgeht, durchläuft die Paukenhöhle, gelangt zwischen Hammergriff und langem Ambossschenkel in die Fissura Glaseri, verlässt durch diese das Schläfenbein, steigt dann zum Stamm des Lingualis (vom 3. Ast des Trigeminus) herab, verbindet sich mit ihm auf eine kurze Strecke, geht dann als feines Stämmchen zum Ganglion submaxillare und von diesem zur Submaxillardrüse. Wird die Chorda tympani (oder der Stamm des Lingualis) gereizt, so ergiesst sich, wie C. Ludwig (1851) entdeckt hat, aus dem Wharton'schen Gang der Drüse reichlich Speichel und zwar so, dass man bei fortgesetzter Reizung der Chorda beim Hund in der Stunde bis zu 200 Grm. Speichel erhalten kann. Der Chordaspeichel ist reichlich, klar, von wasserhellem Aussehen, etwas fadenziehend, aber noch ziemlich dünnflüssig und arm an festen Bestandtheilen; er enthält 1—2 pCt. feste Bestandtheile. Beim Tetanisiren der Chorda erweitern sich nach Cl. Bernard (1858) die Drüsengefässe, die Blutströmung ist infolge Verringerung der Widerstände bis auf das Vierfache beschleunigt, sodass das Blut noch jenseits der Capillaren

in den Venen pulsirt und hellroth, arteriell aus der angeschnittenen Drüsenvene ausfliesst; offenbar hat bei der Schnelligkeit der Blutströmung das Blut nicht genügende Zeit, an das Drüsengewebe seinen Sauerstoff abzugeben. Danach könnte man meinen, dass die Chorda vielleicht durch ihre Einwirkung auf die arteriellen Gefässe, die dadurch gesteigerte Blutfülle und die so bedingte Zunahme der Transsudation aus dem Blut die Steigerung der Drüsensecretion bewirkt. Diese Vermuthung hat Ludwig auf's schlagendste durch den Nachweis widerlegt, dass der Druck, unter dem der Chordaspeichel secernirt wird, grösser ist als der zeitige Blutdruck in der Carotis, ja sogar letzteren bis zu 100 Mm. Hg überbieten kann, dass ferner die Temperatur des Speichels um 1 bis $1^1/_2{}^0$ C. höher sein kann als die Bluttemperatur, sowie dass auch am abgeschnittenen Kopf, also nach Erlöschen der Circulation sich durch Reizung der Chorda noch eine Zeit lang Speichelsecretion erzielen lässt, endlich hat Heidenhain gezeigt, dass bei Vergiftung mit Atropin (Alcaloid der Tollkirsche) zwar die Drüsengefässe erweitert sind, aber nichts desto weniger die Speichelsecretion erlischt. Ausserdem gehen mit der Thätigkeit der Drüse auch morphologische Veränderungen der Drüsenzellen einher (S. 130), sodass die directe Einwirkung der Drüsennerven auf die Thätigkeit der Drüsenzellen über jeden Zweifel erhaben ist. In der Norm wird die Erregung der Chorda reflectorisch von den sensiblen und Geschmacksnerven des N. lingualis vom Trigeminus (S. 465) und vom Glossopharyngeus (S. 471) vermittelt; die in die Mundhöhle eingeführten Substanzen geben für letztere den mechanischen oder chemischen Reiz ab, das Reflexcentrum bildet der Facialiskern in der Med. oblong. (S. 440). Endlich enthält die Chorda gefässerweiternde Fasern für die vorderen 2 Drittel der Zunge und den Boden der Mundhöhle.

Wird der N. facialis einer Seite innerhalb der Schädelhöhle durchschnitten oder pathologisch durch Druck von Seiten einer Geschwulst gelähmt, so treten eine Reihe auffallender Erscheinungen ein. Zunächst ist die gleichseitige Gesichtshälfte vollständig gelähmt, die Stirn auf dieser Seite faltenlos, das Auge steht offen (Hasenauge oder Lagophthalmus); die Thränensecretion versiegt nach Goldzieher; die Wange hängt schlaff herab, das Nasenloch ist verengt und wird bei der Athmung nicht bewegt, der Mundwinkel hängt herunter, der Mund kann nicht gespitzt werden. Im Affect (Lachen, Weinen) tritt diese Abweichung beider Gesichtshälften noch deutlicher hervor; sie ist die Folge der auf dieser Seite bestehenden Lähmung der Gesichtsmuskeln (S. 367). Die Aufnahme von Speise und Trank ist durch den mangelnden Schluss des Lippenspaltes auf der kranken Seite erschwert, daher ein Theil des Mundinhaltes wieder herausfällt, und das Kauen ist dadurch behindert, dass der gelähmte Buccinator die zwischen Zähne und Backen verirrten Speisetheile nicht mehr unter die Mahlzähne zurückbringen kann; der Mensch und der Affe drücken die hierher

gelangten Theile mit der Hand in die Mundhöhle zurück; bei den übrigen Thieren bleiben sie liegen und gehen leicht in Fäulniss über. Infolge Lähmung der zur Uvula gehenden Nervenzweige wird dieselbe infolge der einseitigen Muskelwirkung meist nach der gesunden Seite verzogen. Der Reflex von den sensiblen Nerven der Mundschleimhaut und Zunge auf die Speichelsecretion der Submaxillaris und Sublingualis hört infolge Lähmung der Chorda tympani auf. Erfolgt die Durchschneidung oder Lähmung erst nach dem Austritt des Facialis aus dem Schläfenbein, so sind nur die Gesichtsmuskeln gelähmt, die im Fallopi'schen Canal abgehenden Nervenzweige zum weichen Gaumen und zu den Speicheldrüsen bleiben unbetheiligt.

Bei den Thieren, deren Nasenflügel bei der Athmung spielen, ist der Nasenflügel der operirten Seite unbeweglich, wird aber vermöge der durch seine Knorpel bedingten Steifigkeit offen gehalten. Durchschneidung beider Faciales macht bei den Thieren, welche wesentlich durch die Nase athmen, wie das Kaninchen und das Pferd, das Athmen sehr erschwert. Ja beim Pferd soll Durchschneidung beider Faciales im Gesicht nach Cl. Bernard zur Erstickung führen; da ihre Nasenflügel der Knorpel entbehren, so werden sie, wenn mit Beginn der Inspiration in den Lungen und secundär in der Nasenrachenhöhle der Druck negativ wird, durch den stärkeren äusseren Luftdruck an einander gepresst und verschliessen so ventilartig der Luft den Zutritt. Indem nun die Pferde nicht dauernd durch das Maul athmen können, gehen sie an Luftmangel zu Grunde. Jedoch hat Ellenberger bei sonst gesunden Pferden auf Durchschneidung beider Nn. faciales den Tod nur selten eintreten sehen. Infolge Lähmung der äusseren Ohrmuskeln hängt das Ohr der afficirten Seite beim Pferd, Hund und Kaninchen schlaff herab und kann nicht gespitzt werden. Die Lähmung des zum M. stapedius gehenden Zweiges hat eine gesteigerte Empfindlichkeit gegen laute Geräusche zur Folge.

Ist beim Menschen der N. facialis gelähmt, so hängt die Backe und der Mundwinkel dieser Seite schlaff herab, der Mundwinkel der gesunden Seite steht höher, zugleich ist der Mund nach dieser Seite hin verzogen. Erschlaffen die contrahirten Muskeln der gesunden Seite, so kehren sie mangels des Zuges der kranken Seite nicht mehr zu ihrer früheren Länge zurück, daher ist auch, während der Unthätigkeit der gesunden Seite, das Gesicht nach dieser hin verzogen (S. 367). Das Gleiche ist bei Thieren der Fall. Nun wird aber, wie bekannt, ein thätiger Muskel immer kräftiger, ein unthätiger dünner, atrophisch; daher retrahiren sich infolge der Unthätigkeit die Muskeln der kranken Seite und ziehen nun, wenn die Muskeln der anderen Seite in Ruhe sind, das Gesicht nach der gelähmten Seite hinüber. Bei jungen Thieren kommt es nach Brücke verhältnissmässig schnell zu der Verziehung des Gesichts nach der kranken Seite, indem hier die Unthätigkeit der Muskeln viel schneller Ernährungsstörungen an ihnen selbst setzt und sie verkürzt. Nicht minder sollen unter dem Zug der Muskeln die wachsenden Knochen eine Verkrümmung erfahren und so auch ihrerseits zu der Verziehung des Gesichts nach der kranken Seite beitragen.

Da die Lidspalte infolge Lähmung des Orbicularis weder willkürlich noch reflectorisch geschlossen werden kann, so ist, wie nach der Durchschneidung des Trigeminus, der Augapfel allen äusseren Schädlichkeiten ausgesetzt. Daher kommt es in manchen Fällen nach Durchschneidung des Facialis infolge Versiegens der Thränensekretion zur Eintrocknung (Xerosis) und Trübung der Hornhaut.

Der N. glossopharyngeus (IX), der vom Boden der Rautengrube entspringt, hat im Foramen jugulare, analog dem Spinalganglion, das Ganglion Ehrenritteri und nach dem Austritt aus dem Loch das Ganglion petrosum. Er ist zunächst der specifische Geschmacksnerv für den hinteren Theil der Zunge, von den Papillae vallatae ab, in denen seine Fasern enden, und wahrscheinlich auch für die Gaumenbögen, die ebenfalls Geschmacksempfindungen vermitteln sollen. Auch die in der Bahn des N. lingualis zu dem Vordertheil der Zunge gelangenden Geschmacksfasern entstammen dem Glossopharyngeus (S. 467). Als Schmecknerv soll er beim Geschmackssinn gewürdigt werden. Ausserdem ist er sensibler Nerv für die Zungenwurzel, die Gaumenbögen, die Tonsillen und die Vorderfläche der Epiglottis. Die Erregung seiner Geschmacksfasern führt reflectorisch die Secretion der Speicheldrüsen herbei, die Erregung seiner sensiblen Fasern am weichen Gaumen und an der Epiglottis löst reflectorisch in der Med. oblong. (S. 439) den Schling- und Schluckakt (S. 131) aus. Andererseits soll der Glossopharyngeus nach Kronecker und Meltzer auch den Schluckakt reflectorisch hemmen: Reizung seines centralen Stumpfes vermag jede sonst zu Stande kommende Schluckbewegung zu unterdrücken. In gleicher Weise ist er ein Hemmungsnerv für die Athmung (S. 477). Endlich enthält der Glossopharyngeus nach Eckhard und Heidenhain secretorische Fasern für die Parotis. Diese Fasern treten mit seinem als N. Jacobsonii bezeichneten Paukenhöhlenzweig in die Paukenhöhle, um durch die Decke derselben den N. petrosus superficialis minor zu erreichen und auf dessen Bahn zum Gangl. oticum zu ziehen, von wo dieselben durch einen feinen Zweig des R. auriculo-temporalis Trigemini zur Parotis gelangen. Electrische Reizung des N. Jacobsonii von der eröffneten Paukenhöhle aus beim Hunde hat Ausscheidung eines reichlichen dünnen und an festen Bestandtheilen, insbesondere organischen Substanzen armen Parotidensecrets zur Folge. Das Nämliche ist der Fall bei reflectorischer Reizung von der Mundhöhle aus z. B. durch Essigsäure; hier bildet der N. lingualis vom Trigeminus und vom Glossopharyngeus die sensible Bahn, das Centrum ist der Kern des Glossopharyngeus in der Med. oblong. (S. 440). Es wirkt also der N. Jacobsonii auf die Parotis ganz analog ein, wie die Chorda tympani auf die Submaxillaris und Sublingualis (S. 468).

Der N. hypoglossus (XII) entspringt aus einem Kern in der Tiefe am Boden des IV. Ventrikels und kommt zwischen den Pyra-

miden und Oliven des verlängerten Marks hervor. Er ist ein rein motorischer Nerv, und zwar der Bewegungsnerv der Zunge. Er innervirt ausser den eigentlichen Muskeln der Zunge (M. longitudinalis sup. und inf., transversus linguae) auch den Geniohyoideus, genioglossus, hyoglossus und styloglossus. Insofern die Zunge der wesentlichste Theil für die Articulation ist, fungirt er auch als Sprechnerv; auf seiner Lähmung beruht das Stammeln im Rausch und im Schlaf, sowie infolge einer Hirnblutung. Auch führt er gefässverengernde Fasern für die Zunge. Ferner ist der N. hypoglossus der translatorische Nerv für den Kehlkopf, indem er durch seinen R. descendens den M. sternohyoideus, sternothyreoideus und omohyoideus versorgt, die den Kehlkopf nach unten ziehen. Nach Durchschneidung beider Hypoglossi sind Hunde wegen der Lähmung sämmtlicher Zungenmuskeln nicht mehr im Stande, Flüssigkeiten aufzunehmen, da sie zu dem Zweck die Zunge in eine löffelartige Hohlform bringen müssen (S. 131); beim Kauen fällt ihnen das Futter aus dem Maule heraus, es kann nicht bis zum Schlunde fortbewegt werden. Dagegen kommen, wenn man ihnen den Bissen künstlich bis an den Schlundkopf bringt, Schlingbewegungen zu Stande, da diese vom Facialis und Vagus beherrscht werden. Nach Durchschneidung des Hypoglossus ruft nach Vulpian Reizung der Chorda tympani wenig energische und träge Bewegungen der Zunge hervor (Heidenhain's pseudomotorische Nervenwirkung).

Beim Menschen beobachtet man nach einseitiger Lähmung des Hypoglossus, dass die Zunge schief nach der gelähmten Seite herausgestreckt, aber nach der gesunden in die Mundhöhle zurückgezogen wird. Nach Schiff zieht jeder Genioglossus den Spitztheil der Zunge nach vorn und nach der entgegengesetzten Seite, sodass nur aus dem Zusammenwirken beider die gerade Richtung hervorgeht, daher bei Lähmung eines Genioglossus die Zungenspitze schief nach der gelähmten Seite herausgestreckt wird. Wirken dagegen der M. hyo- und styloglossus (und der M. longitudinalis linguae) der gesunden Seite, so wird diese Zungenhälfte kürzer und dicker und die Zunge nach der gesunden Seite zurückgezogen.

Der Hypoglossus geht am Halse Verbindungen mit Trigeminus-, Vagusästen (Plex. nodosus vagi), mit dem Sympathicus (Gangl. cervicale suprem.) und durch seinen R. descendens mit den Halsnerven ein. Dadurch werden ihm im peripheren Theil sensible Fasern beigemischt, daher auch seine Durchschneidung am Halse Schmerzäusserungen zur Folge hat, die indess fehlen, wenn die Durchschneidung höher oben, in der Schädelhöhle oder unmittelbar nach seinem Austritt aus dem For. condyloid ant., ausgeführt wird.

Der N. vagus (X) entspringt aus einem grauen Kern am Boden des IV. Ventrikels sowie aus den Corpora restiformia und kommt hinter dem Schlitz zwischen Oliven und Corp. restiformia zum Vorschein; im Foramen jugulare hat er das Ganglion jugulare, unterhalb desselben am Halse entsteht durch Anastomosen mit dem Glossopharyngeus, Accessorius und Hypoglossus sowie dem Sympathicus der Plexus nodosus s. gangliiformis. Der N. accesso-

rius (XI) ist eigentlich als ein Rückenmarksnerv aufzufassen; er entspringt zum Theil aus der Med. oblong., zum grösseren Theil vom Halsmark bis zum 6. und 7. Halswirbel hinunter und erhält sogar manchmal Wurzeln von Stellen des Halsmarks bis unter dem Plex. cervicalis, so dass z. B. beim Pferde alle diese Wurzeln eine Länge von $^1/_2$ Meter haben. Ursprünglich ein rein motorischer Nerv, tritt er durch das For. magnum in die Schädelhöhle, schliesst sich dem N. vagus an und verlässt mit ihm die Schädelhöhle durch das For. jugulare. In letzterem theilt er sich in einen vorderen Ast, der mittels des Plexus nodosus zum Vagus tritt, und in einen hinteren, der den M. sternocleidomastoideus und die Rückenportion des M. cucullaris versorgt. Fungiren diese bei angestrengter Athmung (S. 102) als Hilfsmuskeln (accessorische Athemmuskeln), so werden sie nach Cl. Bernard vom N. accessorius und nicht von Aesten des Plex. cervicalis, die auch zu ihnen gehen, innervirt. Der mit dem vorderen Ast des Accessorius vereinte Vagus versieht zunächst die Mm. levator palati mollis, azygos uvulae, constrictores faucium, hyo-thyreoideus, den Oesophagus, endlich den Magen und Dünndarm; der grössere Theil vom Magengeflecht des Vagus geht in den Plex. coeliacus (vom Sympathicus) über und von hier die Arterien begleitend zu Leber, Milz, Pancreas u. A. Der N. laryngeus sup., der mit zwei Wurzeln entspringt (aus dem Plex. nodosus und dem Gangl. supremum sympathici), versieht (bei Mensch, Hund, Katze, Kaninchen) den M. cricothyreoideus, der die Stimmbänder spannend die Stimme erhöht (S. 388). Die sämmtlichen übrigen Kehlkopfmuskeln werden vom N. laryngeus inf. seu recurrens n. vagi versehen, der erst in der Brusthöhle vom Vagus abgeht, sich hakenförmig auf der rechten Seite um die Art. subclavia, auf der linken Seite um den Aortenbogen schlingt und dann hinter der Trachea auf dem Oesophagus hinauf zum Kehlkopf läuft. Er versieht unter Anderem auch die Mm. crico-arytaenoidei postici, welche die Athemritze erweitern (S. 388) und daher bei der Inspiration als Hilfsmuskeln fungiren (concomitirende Athembewegungen [S. 102]). Nach Durchschneidung beider Laryngei inf. wird, wie schon Galen (150 n. Chr.) beim Schwein gefunden hat, die Stimme klanglos und rauh. Ausserdem versieht der N. laryngeus sup. die Kehlkopfschleimhaut mit sensiblen Fasern und stellt daher die sensible Bahn für den Reflexvorgang des Hustens (S. 440) vor. Weiter enthält der Vagus sensible Fasern und zwar ausser für die Hinterfläche der Ohrmuschel (R. auricularis n. vagi) auch für den Schlund, Oesophagus, Trachea, Bronchien, Lungen und Magen. Vom Magen aus vermittelt er gewisse Allgemeingefühle, so Hunger, Durst, Sättigungsgefühl. Reizung der sensiblen Vaguszweige in der Schleimhaut der Trachea (insbesondere an ihrer Bifurcationsstelle), der Bronchien und Lungen löst, ebenso wie die der Endausbreitungen des Laryngeus sup. in der Schleimhaut des Kehlkopfes oder der Zungenwurzel zu beiden Seiten der Epiglottis (oder die electrische

Reizung des centralen Stumpfes des Laryngeus sup.) reflectorisch Hustenbewegungen aus d. h. Exspirationsstösse bei Verschliessung der Stimmbänder durch die Mm. arytaenoidei proprii (transversi et obliqui) und thyreo-arytaenoidei (S. 388). Endlich kann auch durch Reizung des äusseren Gehörgangs in der Tiefe sowie häufig von der Nasenschleimhaut aus Husten hervorgerufen werden. Bei dem Reflexvorgang des Schlingens und Schluckens (S. 439) bildet der Vagus neben dem Facialis (und Hypoglossus) die motorische Bahn, insofern er zusammen mit ersterem die Muskeln der Gaumenbögen und der Uvula (ferner den M. constrictor faucium med. und für sich allein die Mm. constrictores faucium sup. und inf.) versorgt.

Folgen der Durchschneidung der Vagi am Halse. Durchschneidet man beide Nn. vagi am Halse (wo die Vagus- und Accessoriusfasern bereits einen gemeinschaftlichen Verlauf haben), so tritt bei Kaninchen zwischen 20 und 36 Stunden, bei Hunden zwischen 4—5 Tagen, bei Vögeln schon im Laufe von 6—7 Stunden der Tod ein. Es gibt aber zwei verschiedene Arten des Vagustodes; die eine, welche bei jungen Thieren und, was bemerkenswerth, auch bei erwachsenen Katzen und Pferden erfolgt, besteht darin, dass die Thiere $1/2$—1 Stunde nach der Vagotomie unter Symptomen sterben, als ob ihnen die Luftröhre bis auf einen kleinen Theil verschlossen wäre; ihr Blut wird dunkelroth bis schwarz.

Die Ursache des Todes junger Thiere nach Durchschneidung der Vagi ist folgende: Während der Inspiration ist der Druck im Thorax kleiner als der zeitliche barometrische Druck (S. 108); infolge dessen strömt Luft durch Mund- und Nasenhöhle ein. Ist der Luftstrom ein sehr starker und besteht der Kehlkopf, wie bei jungen Thieren, aus noch nachgiebigen biegsamen Knorpeln, so wird der Kehlkopf und die Stimmritze, innerhalb resp. unterhalb deren der Druck kleiner ist als darüber, zusammengedrückt, und so der Luft der Weg nach der Luftröhre versperrt. In der Norm wird der Verschluss der Stimmritze dadurch verhindert, dass bei jeder Inspiration infolge der concomitirenden Athembewegungen des Kehlkopfes (S. 102) die Athemritze durch die Mm. cricoarytaenoidei postici, welche vom N. recurrens vagi innervirt werden, erweitert wird: nach Durchschneidung der Vagi kann diese active Erweiterung der Stimmritze nicht mehr stattfinden. Es gehen daher die Thiere infolge Verschlusses der Stimmritze an Erstickung zu Grunde. Dem entsprechend hat schon Legallois (1812) gezeigt, dass junge Thiere, ebenso wie infolge der Vagotomie, schon nach alleiniger Durchschneidung der Nn. recurrentes an Erstickung sterben. Bringt man nach der Vagotomie in der Trachea unterhalb des Kehlkopfes ein Loch an, sodass durch dieses Luft zu den Lungen gelangt, so kann man junge Thiere noch ebenso lange am Leben erhalten, als Erwachsene nach Durchschneidung der Vagi.

Dem Vagustod erwachsener Thiere liegen andere Störungen zu Grunde. Während Durchschneidung eines Vagus bei Hund, Katze, Kaninchen und anderen Säugethieren von geringem

Einfluss auf die Herz- und Athemthätigkeit derselben Seite ist, sinkt nach Durchschneidung beider Vagi am Halse die Zahl der Athemzüge sehr bedeutend, beim Kaninchen auf 35 bis 20, beim Hund auf 7—5 in der Min., sodass ihre Frequenz nur etwa den 6.—4. Theil der Norm beträgt, dagegen sind die Herzschläge viel frequenter als in der Norm, und zwar zeigt sich diese Vermehrung der Herzfrequenz am stärksten bei Mensch, Hund und Katze, weniger ausgeprägt beim Kaninchen. Dabei erfolgen die Athembewegungen mit der äussersten Anstrengung, hochgradig dyspnoïsch: die langgedehnte Inspiration wird bei vielen Thieren pfeifend oder giemend, die Ausathmung stossweise und kurz, sodass erstere $2^1/_2$ mal so lang dauern kann, als letztere. Untersucht man nach eingetretenem Tode die Lungen des vagotomirten Thieres z. B. des Kaninchens, so findet man besonders die Oberlappen dunkelbraunroth, derb und nicht aufblähbar, sie erscheinen leberähnlich „hepatisirt“, wie man dies bei entzündlichen Affectionen der Lungen, sog. Pneumonien sieht. Aber auch, wenn die Lungenentzündung verhütet wird, tritt nach der Vagotomie der Tod ein, wahrscheinlich dadurch, dass der Organismus den Ausfall der mannigfaltigen Einflüsse der Vagi, insbesondere die Vernichtung ihrer regulatorischen Wirkungen auf die Athmung und die Herzthätigkeit, nicht für die Dauer ertragen kann. Zum Theil trägt auch die beträchtliche Steigerung der Athemanstrengung, welche nach Gad bei vagotomirten Thieren sich einstellt, ihrerseits zur Erschöpfung der Thiere bei.

Gleichwie bei den entzündlichen Veränderungen des Auges nach der Trigeminusdurchschneidung (S. 466), hat man auch die Pneumonie nach der Durchschneidung der Nn. vagi auf die Lähmung der in den Vagi enthaltenen trophischen Fasern zurückführen wollen (neuroparalytische Entzündungstheorie). L. Traube (1846) hat indess nachgewiesen, dass infolge der Durchschneidung beider Vagi, ausser der Schlussunfähigkeit der Stimmritze, auch noch der Oesophagus gelähmt ist, sodass das Hinuntergleiten der aufgenommenen Nahrung und der Maulflüssigkeit unmöglich gemacht ist. Es sammeln sich daher die Futtermassen und die Maulflüssigkeit, beim hungernden Thiere nur die letztere, im Rachentheil des Schlundes an, werden von hier durch die offene Stimmritze in den Kehlkopf und weiter durch die Bronchien in die Lungen aspirirt und rufen dort als Fremdkörper Entzündung hervor, sog. Fremdkörperpneumonie. Man findet daher in den Luftwegen vagotomirter Thiere entweder Partikel der aufgenommenen Nahrung oder Maulflüssigkeit (Schleim und die Plattenepithelien der Maulhöhle). Daher tritt die Pneumonie in gleicher Weise nach Durchschneidung der Nn. recurrentes und Unterbindung des Oesophagus auf. Legt man aber eine Trachealfistel an und bindet in den unteren Theil der Trachea ein nach dem Kehlkopf zu abschliessendes Röhrchen (Tamponcanüle) ein, sodass das Thier athmen, aber nichts aus der Maul- und Rachenhöhle in die Luftröhre gelangen kann, so sterben die Thiere zwar auch, nur nach etwas längerer Zeit als ohne Trachealfistel, aber man findet die Lungen unverändert und überall aufblähbar. Denselben Erfolg erreicht man

nach Steiner, wenn man die vagotomirten Kaninchen auf dem Rücken aufbindet und den Rumpf höher stellt als den Kopf, sodass die Maulflüssigkeit durch die Nasenlöcher nach aussen abfliessen kann.

Einfluss der Nn. vagi auf die Athembewegungen. Daraus dass nach doppelseitiger Vagotomie die Athmung, wenn auch verlangsamt, vor sich geht, ergibt sich, dass die Vagi die Athembewegungen nicht auslösen, sondern nur den Rhythmus und die Frequenz derselben modificiren. Auf der anderen Seite wissen wir, dass in der Med. obl. am Boden der Rautengrube sich eine Stelle findet, deren Zerstörung sofortiges Sistiren der Athembewegungen zur Folge hat, der Point oder Noeud vital (S. 441); man kann sie zweckmässig als „coordinirtes Athemcentrum" bezeichnen. Wie die Untersuchungen von Rosenthal (1862) gelehrt haben, ist es in erster Linie der Gasgehalt des Blutes, und zwar die Grösse seines O- und CO_2-Gehaltes, welche die Stärke der Erregung des Athemcentrums bestimmt. Der normale Sauerstoffgehalt des die Med. oblong. umspülenden Blutes (Sättigung des Haemoglobins zu $^{14}/_{15}$ [S. 88] mit Sauerstoff) ruft die normale Zahl der Athembewegungen hervor (Eupnoë); nimmt der Sauerstoffgehalt ab, sei es infolge von Hindernissen für den Luftzutritt oder von Absperrung des arteriellen Blutstromes zum Kopf, so werden die Athembewegungen häufiger (Dyspnoë), und jagt man endlich dem athmenden Thiere so viel Sauerstoff oder sauerstoffreiche Luft in die Lungen, dass das Blut mit Sauerstoff vollständig gesättigt wird, so sistiren die Athembewegungen bis zu 1 Minute (Apnoë), und erst, wenn der Gehalt des Blutes an Sauerstoff infolge Verbrauches des letzteren seitens der Gewebe wieder gesunken ist, werden von Neuem Athembewegungen ausgelöst. Diese durch den Gasgehalt des Blutes in der Med. oblong. auf das Athemcentrum ausgeübte Erregung kann durch den Willen sowie durch Reizung centripetaler Nerven beeinflusst werden. Man kann die Athembewegungen eine Zeit lang willkürlich sistiren; ist aber dadurch der Sauerstoffgehalt des Blutes bis unter eine gewisse Grenze gesunken, so wird die Erregung des Athemcentrums durch das venös gewordene Blut so mächtig, dass trotz der Hemmung durch den Willen wieder Athembewegungen ausgelöst werden. Dass der Einfluss seitens der Vagi ein centripetaler ist, ergiebt sich daraus, dass, während electrische Reizung des peripheren Endes vom durchschnittenen Vagus die Athembewegungen unbeeinflusst lässt, Reizung des centralen Endes mit schwachen Strömen eine Steigerung der durch die Vagotomie gesunkenen Athemfrequenz, Reizung mit Inductionsströmen mittlerer Stärke (Tetanisiren) nach dem Fund von Traube (1847) Stillstand der Athmung in Inspirationsstellung zur Folge hat (was aus der durch Eröffnung der Bauchhöhle ermöglichten unmittelbaren Inspection des Zwerchfells erhellt). Die Erregung der peripheren (pulmonalen) Enden der Vagi macht somit die Athembewegungen häufiger, aber weniger ergiebig, dagegen scheinen

die nach der Vagotomie aufgenommenen Luftmengen dieselben zu sein wie bei der normalen häufigeren, aber mehr oberflächlichen Athmung. Alle sensiblen und sensorischen (N. opticus, olfactorius u. A.) Nerven wirken bei schwacher bis mässiger Reizung inspiratorisch: ihre Reizung hat eine Beschleunigung der Athembewegungen zur Folge. Endlich ist nach Lewandowsky in dem hinteren Vierhügelpaare ein Hemmungscentrum für das coordinirte Athemcentrum der Med. oblong. gelegen. Allein auch nach Durchschneidung der Vagi und aller sensiblen Nerven finden noch rhythmische Athembewegungen statt, wofern das Blut nur frei zu den Lungen und der Med. oblong. strömt und die Verbindung der Med. mit dem Zwerchfell durch die Nn. phrenici erhalten ist, sodass die Lungenventilation noch vor sich gehen kann, zum Beweis, dass der Gasgehalt des Blutes allein das Athemcentrum anregt und die genannten übrigen Momente nur die Athembewegungen reguliren.

Sehr starke Reizung der Vagi sowie der sensiblen Nerven hat (Schmerz und) Athemunruhe (unregelmässige Athembewegungen) zur Folge. Sehr starke Reizung der Trigeminusausbreitungen in der Nasenhöhle (S. 465), des Olfactorius und Glossopharyngeus nach Marckwald, der Brust- und Bauchhaut nach Falk (Tauchreflex) führt meistens zu exspiratorischem Stillstand. Eine specifische Wirkung auf die Athmung hat nur die Reizung des Splanchnicus und des Laryngeus sup. Ersterer bewirkt nach J. C. Graham eine absolute Hemmung der Inspiration: exspiratorischen Stillstand; der Laryngeus sup. verlangsamt die Athmung; die Inspirationstiefe ist nach Lewandowsky dabei meist vergrössert. Der Laryngeus enthält bekanntlich die sensiblen Fasern für den Kehlkopf, deren Erregung den Hustenreflex, also eine Exspirationsbewegung auslöst (S. 473). Den Splanchnicus und Laryngeus sup. kann man auch als „Hemmungsnerven für die Athmung" bezeichnen.

Ausser durch den Gasgehalt des Blutes, kann das Athemcentrum nach dem Fund von Zuntz und Geppert durch die aus arbeitenden Muskeln vom Blut fortgeführten Stoffe, sog. Stoffwechselproducte der thätigen Muskeln direct gereizt werden; dadurch erfolgt die Steigerung der Athemfrequenz (S. 111) und Athemgrösse (S. 106), die Arbeitsdyspnoë, welche nicht nur den Mehrverbrauch von O bei der Arbeit deckt, sondern ihn sogar übercompensirt, daher ungeachtet des reichlichen O-Verbrauches und der gesteigerten CO_2-Bildung der O-Gehalt des arteriellen Blutes noch über den der Ruhe ansteigt und der CO_2-Gehalt des Blutes noch darunter absinkt. Endlich kann das Athemcentrum nach A. Fick auch durch überhitztes Blut (von 40° C.) zu verstärkter Thätigkeit angeregt werden, „Wärmedyspnoë"; hier treten beschleunigte, sehr oberflächliche Athembewegungen auf.

Nach Hering und Breuer besteht eine bemerkenswerthe „Selbststeuerung der Athmung durch die Vagi". Künstliches Aufblasen der Lungen hat das Aufhören der Inspirationsbewegung zur Folge, künstliche Verkleinerung der Lungen lässt die gehemmte Inspirationsbewegung wieder eintreten, solange noch die

Vagi unversehrt sind. Also zieht die mechanische Reizung der peripheren Vagusendigungen durch Aufblähen der Lunge eine Hemmung der Inspiration nach sich, die infolge Nachlassens der Vagusreizung bei der Retraction der Lungen wiederum fortfällt, sodass die Inspiration wieder zu Stande kommt. Also hemmt jede Inspiration durch Vermittelung der Vagi gewissermaassen sich selbst. Demnach scheint folgende Auffassung zuzutreffen. Das Athemcentrum befindet sich infolge des O- resp. CO_2-Gehaltes des Blutes dauernd in Erregung, daher tritt Inspirationsbewegung ein. Da diese von Lungendehnung begleitet ist, werden die pulmonalen Vagusenden gereizt und somit die vom Athemcentrum unterhaltene Inspirationsbewegung gehemmt. Dadurch muss nothwendiger Weise (passive) Exspiration eintreten. Indem aber dabei die Lungen sich retrahiren, lässt der Reiz auf die pulmonalen Vagusendigungen und somit die Inspirationshemmung nach; es kommt wieder zu einer Inspirationsbewegung u. s. f. Man hat daher nur nöthig, mit Cowl, Boruttau und Lewandowsky im Vagus inspirationshemmende Fasern anzunehmen.

Einfluss der Vagi auf die Herzthätigkeit. Während Durchschneidung der Vagi bei Mensch, Katze und Hund eine ausserordentliche, bei Kaninchen eine mässige Beschleunigung der Herzthätigkeit zur Folge hat, wird nach der Entdeckung von Ed. Weber (1845) durch Reizung des peripheren Stumpfes von dem am Halse durchschnittenen Vagus die Herzthätigkeit verlangsamt, und bei sehr starker Reizung (Tetanisiren) steht das Herz prall gefüllt in Diastole still. Lässt man mit dem Reiz nach, so fängt das Herz erst langsam, dann wieder schneller zu schlagen an und erlangt binnen Kurzem seine frühere Frequenz. Es wird also in der Norm seitens der Vagi auf die Herzbewegung eine Hemmung, eine Regulation ausgeübt, infolge deren das Herz langsamer schlägt; fällt dieser in der Bahn der Vagi zum Herzen geleitete hemmende Einfluss, der sog. Vagustonus, fort, so schlägt das Herz schneller; wird dieser Einfluss noch durch künstliche Erregung der Vagi verstärkt, so verlangsamt sich die Herzaction noch mehr, als dies schon in der Norm der Fall ist, und bei sehr starker Reizung ist die Hemmung der Herzthätigkeit eine so vollständige, dass das Herz in diastolischen Stillstand geräth. Beim Frosch ist der normale Vagustonus so unbedeutend, dass nach Durchschneidung der Vagi das Herz kaum seine Schlagzahl ändert. Dieser Vagustonus kann einmal vom Gehirn aus durch psychische Einflüsse: Angst, Schreck, Zorn etc. gesteigert werden und dann durch Vagusreizung zu einem meist schnell vorübergehenden Herzstillstand führen, der einen Ohnmachtsanfall zur Folge hat; ebenso infolge von Blutdrucksteigerung in der Schädelhöhle oder infolge Absperrung der arteriellen Blutzufuhr zur Schädelhöhle, und zwar hier auf dem Wege der directen Reizung der Med. oblong. (S. 460), endlich reflectorisch durch Erregung gewisser Nerven der Bauchhöhle (Splanchnicus, Bauchsympathicus); wir kommen hierauf bei der Innervation des Herzens zurück (S. 481 und 486).

Einfluss der Vagi auf die Bewegungen des Magens und Dünndarms. Die Bewegungen der Magenmusculatur, deren Ablauf wir bereits bei der Magenverdauung (S. 141) kennen gelernt haben, werden vom N. vagus beeinflusst, wenigstens sieht man beim Tetanisiren des peripheren Vagusstumpfes bei einem gefütterten Thier den Magen in lebhafte Contractionen gerathen; bei nüchternen Thieren bleibt indess diese Wirkung häufig aus. Nach Openchowski werden der Cardia des Magens sowohl für den Schluss als für die Oeffnung Fasern durch die Vagi zugeführt. Auch der Dünndarm geräth bei Reizung des peripheren Vagusendes zuweilen in seiner ganzen Ausdehnung in peristaltische Bewegung (S. 483). Dass die Vagi zu der Secretion des Magensaftes in Beziehung stehen, erhellt daraus, dass die Reflexsecretion auf Reizung der Mund- und Rachenschleimhaut durch Speisen oder der Nasenhöhle durch Speisegerüche nach Durchtrennung der Vagi fortfällt. Nach Pawlow ruft Reizung des peripheren Vagusendes mit seltenen Inductionsschlägen Absonderung eines Magensaftes hervor, der sich vom normalen Verdauungssaft nur durch einen Mindergehalt an Säure unterscheidet. Da zum Erbrechen (S. 145) ausser der Wirkung der Bauchpresse auch die active Betheiligung der Magenmusculatur, insbesondere der den Pylorus verschliessenden Ringfasern und der die Cardia eröffnenden Längsfasern erforderlich ist, so erfolgt nach Durchschneidung der Vagi das Erbrechen nur unvollkommen.

Endlich soll der Vagus noch gefässverengernde Fasern für den Magen und Dünndarm enthalten.

Von der bemerkenswerthen, den Blutdruck herabsetzenden Wirkung des N. depressor, der nach Ludwig und Cyon beim Kaninchen, Hund und Pferd aus dem Winkel entspringt, den der N. laryngeus sup. mit dem Vagusstamm bildet, und als R. cardiacus n. vagi zum Herzen geht, wird zweckmässiger bei dem die Gefässinnervation beherrschenden Sympathicus die Rede sein (S. 486).

Sympathisches Nervensystem.

Der Sympathicus, der zum Theil in Abhängigkeit vom Cerebrospinalnervensystem steht, setzt sich zusammen aus den beiden auf den Rippenköpfchen symmetrisch aufliegenden Grenzsträngen und deren Fortsetzung nach oben, die durch 2—3 Halsganglien gebildet wird (Ganglion cervicale sup., inf., häufig auch noch ein medium), ferner den Nervengeflechten, die sich besonders in der Unterleibshöhle finden (Plexus coeliacus, mesentericus, hepaticus, renalis, hypogastricus u. A.), und aus den sog. Parenchymganglien, den in die Substanz mancher Organe (Herz, Cardia des Magens, Darm, Ureter, Uterus) eingebetteten Ganglien. Der Grenzstrang erhält fortwährend Zuwachs von markhaltigen Nervenfasern aus dem Rückenmark durch die sog. Rami communicantes, welche hauptsächlich Fasern aus den vorderen Spinalwurzeln führen und

die Spinalnerven bald nach deren Formation verlassen, und schickt überall Nervenfasern ab, sodass es durchaus nicht dieselben Fasern sind, welche den Grenzstrang im oberen und unteren Theile zusammensetzen. Aus den Rr. communicantes des 4.—9. Dorsalnerven entsteht zumeist und tritt weiterhin vom Grenzstrang ab der N. splanchnicus major und minor. Im Sympathicus finden sich Ganglienzellen und Nervenfasern; die ersteren haben nicht so viele Ausläufer als die des Gehirns und Rückenmarks (Fig. 60, S; S. 424), die Nervenfasern sind zum grossen Theil myelinfrei (Remak'sche Fasern [S. 398]).

Der Sympathicus fungirt als Centralorgan und beherrscht als solches die Bewegungen des Herzens, des Darms und des Ureter, vielleicht auch des Uterus.

Innervation des Herzens. Ein ausgeschnittenes Frosch- oder Krötenherz kann, wenn es nur vor Verdunstung geschützt wird, noch mehrere (2—5) Tage spontan und rhythmisch pulsiren. Es muss also die Anregung zu den Herzcontractionen, durch welche Reize auch immer dieselbe gegeben werden mag, im Herzen selbst ihren Sitz haben, und zwar geht diese Anregung von den im Herzfleisch gelegenen Ganglien aus; wir wissen ja bereits, dass Ganglien Centra automatischer Thätigkeit sein können. Von solchen Ganglien sind zwei Gruppen nachgewiesen: die eine, der von Remak (1844) entdeckte Ganglienhaufe, liegt an der Einmündungsstelle der grossen Venen in das Herz, in der rhythmisch pulsirenden Enderweiterung der Hohlvenen, dem Sinus venosus des Froschherzens, der andere von Bidder (1852) aufgefundene Ganglienhaufen in der Atrioventrieularfurche. Diese Ganglien entsenden kurze Nervenfäden, durch die einerseits die Leitung zu den Muskelfasern, andererseits die Verbindung der Ganglien untereinander vermittelt wird. Bei den Säugethieren scheinen die Ganglien im Vorhofsseptum das Analogon der Sinusganglien vom Frosch zu sein. Auf die Beziehungen der beiden Ganglien zur Anregung der Herzpulsationen werfen die Stannius'schen Versuche (1852) einiges Licht. Bindet man den Sinus venosus durch eine Ligatur vom übrigen Herzen ab (erster Versuch), so steht das letztere prall gefüllt in Diastole still, und nur der Sinus setzt seine rhythmischen Pulsationen fort. Wird nun der Vorhof oder der Ventrikel mechanisch gereizt, so erfolgt eine Pulsation, dann steht das Herz wieder still, und es bedarf nunmehr eines neuen Reizes, um wieder eine Pulsation auszulösen. Legt man aber die Ligatur an der Grenze der Vorhöfe und des Ventrikels an (zweiter Versuch), so fängt der Ventrikel wieder rhythmisch zu pulsiren an, während die Vorhöfe nach wie vor in Ruhe bleiben.

Danach ist wohl anzunehmen, dass die im Sinus gelegenen Ganglien das eigentliche automatische (excitomotorische) Centrum für die Herzpulsation bilden, von dem aus alle pulsirenden Herztheile: der Sinus, die Vorhöfe und der Ventrikel erregt werden, daher nach Abbinden des Sinus vom übrigen

Herzen dieses zur Ruhe kommt und, wie jeder noch erregbare Muskel, jeden Einzelreiz mit nur einer Contraction beantwortet, während der die Ganglien noch tragende Sinus rhythmisch fortpulsirt. Wird nun eine Ligatur an der Grenze der Vorhöfe und des Ventrikels angelegt, so wirkt diese als starker Reiz auf die in der Atrioventricularfurche gelegenen Ganglien und löst die rhythmische Pulsation des mit ihnen noch in unversehrter Verbindung stehenden Ventrikels aus. Danach hätte man den Bidder'schen Ganglienhaufen als accessorisches Centrum der Herzinnervation aufzufassen. Die directe Reizung dieser Ganglien kann nach H. Munk eben auch dadurch erfolgen, dass man das nach Abschneiden des Sinus zur Ruhe gekommene Herz in der Gegend der Atrioventricularfurche mit einer Nadel sticht; es erfolgen dann auf jeden einzelnen mechanischen Angriff eine Reihe von Pulsationen der Vorhöfe und des Ventrikels. Jeder einzelnen Systole folgt ein kurzes Stadium, während dessen das Herz für weitere Reizungen wenig empfänglich ist „Marey's refractäre Periode".

Das nach einem, unterhalb der Atrioventriculargrenze geführten Schnitt hinterbleibende Herzstück „Herzspitze" beginnt rhythmisch zu pulsiren, wenn es nach Eckhard mit constanten Strömen gereizt oder nach Tschirjew unter hohen Druck gesetzt wird. Jeder äussere Reiz erzeugt nach Kronecker, sobald er sich wirksam erweist, stets maximale Contraction. Die rhythmischen Pulsationen der Herzspitze werden durch Absperrung der Sauerstoffzufuhr oder Zuleitung von Kohlensäure resp. Wasserstoff, ebenso durch Zuleitung von 0,6proc. NaCl-Lösung sistirt (Scheintod bez. Erschöpfung), während Zufuhr neuen Nährmaterials: ausser Sauerstoff noch Blutserum (bez. Serumalbumin), Pepton u. A. Restitution bewirkt. Daraus darf indess nicht geschlossen werden, dass bei der Erzeugung des normalen Rhythmus die Herzganglien ausser Spiel sind. Allerdings schlägt das Herz beim Embryo zu einer Zeit, wo noch keine Ganglien nachweisbar sind. Dagegen finden sich um die Muskelfasern des Froschherzens nach Heymans reichliche Nervengeflechte mit Ganglien. Im Einklang damit haben Engelmann und Marchand dargethan, dass die Fortpflanzung der Erregung vom Vorhof zum Ventrikel bei der normalen Herzpulsation eine 10 mal so lange Zeit braucht, als die Muskelleitung in Anspruch nehmen kann (S. 348); diese Verzögerung ist nur durch Interpolation der Atrioventricularganglien erklärlich, d. h. durch letztere muss der Weg der Erregung vom Vorhof zur Kammer führen.

Höhere Temperaturen beschleunigen, niedere verlangsamen die Schlagzahl des Froschherzens; Temperaturen über 40° und unter 4° C. setzen die Herzpulsation ausserordentlich herab und sistiren binnen Kurzem die Herzaction. Am günstigsten erweisen sich für die Leistungsfähigkeit des Froschherzens Temperaturen von 15—20° C.

Nach Kronecker und Schmey liegt im Hundeherzen am Ende des obersten Drittels der Kammerscheidewand eine Stelle, deren Verletzung Herzflimmern (uncoordinirte Herzbewegungen ohne Austreibung von Blut) und weiterhin Herzstillstand bewirkt „das Coordinationscentrum für die Herzbewegung".

Liegt somit auch die Anregung zu den Herzpulsationen ausschliesslich im Herzen selbst, so treten doch an das Herz heran und

gehen in das Herz hinein Nerven, welche die Schlagzahl des Herzens modificiren. Dass die Med. oblong. die Schlagzahl des Herzens herabsetzt und eine hemmende und verzögernde Wirkung auf die Frequenz der Herzaction ausübt (S. 442), und dass dieser Einfluss in den Bahnen der Nn. vagi zum Herzen abläuft (S. 478), haben wir bereits gesehen. Beim Frosch endigen die Vaguszweige in den Sinusganglien.

Ausser diesen Hemmungsnerven für die Herzbewegung gibt es noch Beschleunigungsnerven der Herzaction. Reizung der Med. oblong. bei durchschnittenen Nn. vagi (S. 442) oder des unteren Theils vom durchschnittenen Halsmark beim Kaninchen hat nach v. Bezold (1862) eine Beschleunigung der Herzthätigkeit zu Folge, ganz unabhängig von der noch zu besprechenden, durch Erregung der vasomotorischen Fasern des Halsmarks hervorgerufenen Beschleunigung. Diese directen Beschleunigungsfasern, deren Centrum in der Medulla oblongata liegt, laufen durch das ganze Halsmark herunter, treten durch die untersten Halsnerven aus, gehen durch Rami communicantes zur Radix brevis des Ganglion cervicale inf., von dem aus sie durch einen Ramus cardiacus zum Herzen geleitet werden. Man nennt diese Nerven die Nn. accelerantes cordis. Jede Steigerung des Blutdrucks, also auch des intracardialen Drucks, gleichviel wodurch dieselbe bedingt ist, hat, wie Ludwig und Thiry gefunden haben, eine vermehrte Schlagzahl des Herzens zur Folge.

In wie weit der Sympathicus die Uterusbewegungen und den Sphincter vesicae beeinflusst, ist nicht mit Sicherheit zu sagen. Dass das Centrum für die Uterusbewegungen und den Blasenschluss im Lendenmark gelegen ist, wissen wir bereits (S. 433). Aber auch nach vollständiger Abtrennung des Uterus von allen seinen spinalen Verbindungen kann er sich auf den Reiz von Seiten des Erstickungsblutes noch contrahiren, sodass danach durch die in seiner Substanz gelegenen Ganglien die Uterusbewegungen innerhalb gewisser Grenzen beherrscht werden würden (S. 438). Auch zum Sphincter vesicae treten ausser Nervenästen vom 3.—5. Sacralnerven noch solche, welche aus dem Plex. hypogastricus inf. des Sympathicus stammen, ebenso zu den Ureteren Aeste des Plex. renalis und des Plex. hypogastricus. Die Bewegungen der Ureteren werden daher wohl ausschliesslich vom Sympathicus bestimmt.

Die Innervation der Darmbewegungen hängt in erster Linie von den in der Wand des Darms, und zwar in dessen Submucosa und zwischen beiden Muskelschichten gelegenen vielfach verästelten Ganglienzellen, dem Meissner'schen und Auerbach'schen Plexus ab; daher kann auch ein ausgeschnittenes Darmstück noch peristaltische Bewegungen zeigen, und zwar durch den Reiz des flüssigen oder gasigen Inhaltes: eine leere Darmschlinge bleibt in Ruhe. Von besonderem Einfluss auf die Darmbewegungen erweist sich der Blutgehalt und zwar, gleichwie bei anderen Centren,

ist es der reiche Kohlensäure- und mangelnde Sauerstoffgehalt des Blutes, der die Darmbewegungen zu besonderer Lebhaftigkeit anregt. Wird ein Thier künstlich respirirt, so erzeugt nach S. Mayer und v. Basch jedes Aussetzen der künstlichen Athmung eine sehr gesteigerte Darmperistaltik; bläst man umgekehrt einem Thier so viel Luft in die Lungen, dass es apnoïsch wird (S. 476), so lassen die Darmbewegungen nach und können für kurze Zeit sistiren, bis der wiedereintretende O-Mangel des Blutes von Neuem Athembewegungen auslöst; zugleich stellen sich wieder Darmbewegungen ein. Ebenso erzeugt nach O. Nasse Anämie oder verminderte Blutzufuhr zum Darm eine gesteigerte Peristaltik, indem mit dem spärlicheren Blutstrom auch weniger Sauerstoff dem Darm zugeführt wird, daher sich binnen Kurzem O-Mangel des Darmblutes einstellt. Gleichwie zu den im Herzen selbst gelegenen Ganglien Nervenfasern treten, welche die Herzbewegung modificiren, so ist das Nämliche beim Darm der Fall. Auch hier finden sich nach Pflüger's Fund (1855) Hemmungsnerven, die in der Bahn der Nn. splanchnici (S. 480) verlaufen und in der Bauchhöhle mit dem Plexus solaris (coeliacus) in Verbindung stehen, der eine grosse Anzahl Nervenfäden zum Dünn- und Dickdarm schickt. Tetanisirt man das periphere Ende des N. splanchnicus, so beobachtet man einen Stillstand der Peristaltik des Dünndarms und des oberen Theils vom Dickdarm, gleichzeitig erblassen die Därme (S. 485); hört man mit der Reizung auf, so fängt die Peristaltik wieder an und erfolgt meist noch lebhafter als vor der Reizung. Dagegen steigert Reizung des Plexus mesentericus inf. die Peristaltik des Colon und des Rectum. Erst nach Ausschaltung der durch die Splanchnici geleiteten hemmenden Impulse hat nach Jacobj Vagusreizung prompt Bewegungen des Dünndarms zur Folge.

Die Empfindungen anlangend, welche durch den Sympathicus vermittelt werden, so scheinen normale Empfindungen mit bestimmter Beurtheilung des Sitzes der Erregung dem Sympathicus nicht zuzukommen. Dagegen scheinen die Schmerzen, welche bei krankhaften Zuständen der inneren Organe sich einstellen, so die ängstigenden Empfindungen bei Herzkrankheiten, die Colikschmerzen, die ausserordentlich lebhaften Schmerzen bei entzündlichen Zuständen des Unterleibes u. A. m. durch ihn vermittelt zu werden.

Der Sympathicus als Leitungsorgan. Wegen seines langen Verlaufes hat man ihn in mehrere Abschnitte getheilt: in den Hals-, den Brust-, und den Bauchtheil, unter denen wegen der mannigfachen, durch ihn vermittelten Wirkungen der Halstheil obenan steht.

Einfluss auf die Pupille. Bringt man am Halstheil des Sympathicus einen Schnitt an, der, da bei den meisten Thieren N. vagus und sympathicus in einer Scheide liegen, gleichzeitig den Vagus trifft, so beobachtet man, dass am Vagus die unterhalb des Schnittes gelegene Portion, dagegen am Sympathicus die nach oben, nach dem Kopf zu gelegene Portion degenerirt. Daraus ist zu

schliessen, dass der Halstheil des Sympathicus sein Centrum abwärts und seine periphere Ausbreitung nach oben, am Kopf hat (vergl. S. 408, 419). Durchschneidet man den Sympathicus beim Kaninchen am Halse (beim Kaninchen verläuft der Sympathicus getrennt vom Vagus, während beim Hund beide in eine gemeinschaftliche Scheide eingeschlossen sind), so beobachtet man, dass auf der verletzten Seite die Pupille bis zur Grösse eines Stecknadelkopfes sich verengt (Petit, 1722). Tetanisirt man nun das periphere (Kopf-) Ende des Sympathicus, so erweitert sich die Pupille ad maximum (Valentin, 1839). Diese Erscheinung tritt am deutlichsten im Dunkeln auf, weil die Pupille im Hellen schon ein wenig verengt ist. Der Oculomotorius innervirt den Sphincter pupillae (M. circularis iridis) und verengt daher die Pupille. Andererseits treten zum M. dilatator pupillae (radialis iridis) Fasern vom Plexus caroticus ext. des Sympathicus. Durchschneidet man den Oculomotorius oder reizt man den Sympathicus, so erweitert sich die Pupille; durchschneidet man den Sympathicus oder reizt man den Oculomotorius, so verengt sich die Pupille. Daraus geht hervor, dass beide Nerven die von ihnen versorgten Muskeln in einem dauernden mässigen Contractionszustand, in einem Tonus erhalten, sodass, wenn man den einen Nerv durchschneidet, die Contraction des vom anderen Nerven versorgten Muskels das Uebergewicht erlangt. Allein diese Wirkung auf die Pupille stammt nicht vom Sympathicus selbst her, sondern von der Med. oblong. und dem Halsmark. Das hier gelegene Centrum für den M. dilatator pupillae: Centrum cilio-spinale haben wir schon unter den Centren des verlängerten Marks (S. 443) kennen gelernt. Das Centrum ist ein paariges, denn man kann das Rückenmark in der Medianlinie durchschneiden, ohne dass diese Wirkung aufhört.

Unter den Mitteln, die künstlich die Pupille erweitern, unter den sog. Mydriaka steht obenan das Atropin, das Alkaloid der Tollkirsche, das die Endigungen des N. oculomotorius im Sphincter iridis lähmt; zu denjenigen, welche die Pupille verengern, den sog. Miotika gehört das Alkaloid der Calabarbohne (Physostigmin, das den Sphincter iridis reizt), das Nicotin und das Morphium. Der Verengerung der Pupille bei starkem Lichtreiz (S. 454), bei der Accommodation, bei der Bewegung des Auges nach einwärts d. i. nasalwärts (S. 459), auf Reizung der Vierhügel (S. 454) ist schon früher Erwähnung geschehen. Bei der Erstickung erweitert sich die Pupille, indem durch das dyspnoïsche Blut das Centrum cilio-spinale stark gereizt wird.

Die Membrana orbitalis, welche bei Thieren die Augenhöhle von der Schläfengrube abgrenzt, enthält zahlreiche glatte Muskelfasern (M. orbitalis). Auch die beim Menschen derselben entsprechende Membran der Fissura orbit. inf. hat eine meist der Länge nach durch die Spalte verlaufende Muskelschicht. Ferner haben beide Lider glatte Muskelfasern, durch die sie verschmälert werden. Auch die Tenon'sche Kapsel enthält glatte Muskelfasern. Alle diese Muskeln werden nach H. Müller vom Sympathicus versorgt, bei Thieren auch noch der Retractor palpebrae tertiae am inneren Augenwinkel. Reizung des Sym-

pathicus erweitert daher auch die Lidspalte und drängt den Bulbus hervor, Durchschneidung des Sympathicus verengt die Lidspalte (Ptosis sympathica); zugleich sinkt der Bulbus tiefer in die Augenhöhle zurück.

Vasomotorischer Einfluss. Der Halssympathicus enthält ferner nach der Entdeckung von Cl. Bernard (1852) vasomotorische Nerven für die entsprechende Kopfhälfte. Durchschneidet man daher den Halssympathicus, so erweitern sich die Gefässe der betreffenden Kopfhälfte ad maximum, insbesondere wird das Ohr blutüberfüllt und infolge der reichlicheren Durchströmung mit Blut steigt die Temperatur dieser Kopfhälfte; ein in den äusseren Gehörgang eingesetztes Thermometer kann daher auf der Seite der Durchschneidung bis 6^0 mehr zeigen als auf der unversehrten. Reizt man das periphere (obere) Ende des durchschnittenen Halssympathicus, so verengern sich die Gefässe ausserordentlich stark, und infolge der nunmehr spärlichen Blutzufuhr sinkt die Temperatur dieser Kopfhälfte. Diese Wirkung erstreckt sich, wie Donders an trepanirten Thieren gefunden hat, auch auf die Gefässe des Hirns und der Hirnhäute (nicht aber auf die Schleimhaut der Wangen, Lippen und des Zahnfleisches, S. 468). Wie der Halstheil für die Kopfgefässe, so enthält der Brusttheil des Sympathicus für die Gefässe der Brust- und Baucheingeweide die vasomotorischen Nerven, und diese letzteren treten vom Sympathicus grossentheils in der Bahn der Splanchnici ab, welche vasomotorische Nerven für den Magen, den ganzen Darm, die Leber, das Gekröse, die Nieren, Milz u. A. m. führen. Durchschneidet man daher die Splanchnici, so erweitern sich die Gefässe der Unterleibsorgane ausserordentlich, und indem nun ein beträchtlicher Theil des Körperblutes in den Gefässen der Unterleibsorgane sich anhäuft, sinkt die Blutfülle und damit auch die Spannung im übrigen Körper, daher ein in die Carotis oder Femoralis eingesetztes Manometer ein erhebliches Absinken des Blutdrucks zeigt, sobald die Splanchnici durchschnitten werden. Tetanisirt man umgekehrt den peripheren Stumpf der durchschnittenen Splanchnici, so verengern sich die Gefässe der Unterleibsorgane ad maximum, nach Mall auch der Pfortaderstamm, unter Umständen bis zum Verschwinden der Gefässlichtung, es circulirt somit wenig Blut in den Organen der Bauchhöhle, es kommt im übrigen Körper zu einer stärkeren Füllung der Blutgefässe, und damit steigt der Blutdruck in den grossen Körperarterien an. Eine Steigerung des Blutdrucks hat aber, wie Ludwig und Thiry gefunden haben, eine vermehrte Schlagzahl des Herzens zur Folge, und so steigert der Sympathicus indirect die Frequenz des Herzschlages. Abgesehen davon enthält der Sympathicus nach v. Bezold's Untersuchungen auch herzbeschleunigende Fasern, welche durch das unterste Halsganglion zum Herzen gelangen (S. 482). Alle diese vasomotorischen Fasern und auch die herzbeschleunigenden Fasern entstammen nicht dem Sympathicus, sondern dem cerebrospinalen

Nervensystem. Dieselben Wirkungen auf die Gefässe und das Herz kann man auch, wie uns bereits bekannt (S. 442), vom Halsmark aus erhalten; Durchschneidung des Halsmarks hat allgemeine Gefässerweiterung der kleinen Arterien und damit Absinken des Drucks in den grossen Körperarterien (Carotis, Cruralis) zur Folge, Reizung des Halsmarks hat Verengerung der kleinen Arterien und Venen, Ansteigen des Drucks in den grossen Körperarterien und secundär Zunahme der Herzfrequenz zur Folge. Die Gefässnerven, für die es ausser dem allgemein zusammenfassenden Centrum im Halsmark noch spinale Centren (S. 436), gewissermassen Unterstationen, gibt, treten durch die vorderen Wurzeln vom Rückenmark ab (S. 421) und gehen nach dem Zusammenfluss der vorderen und hinteren Wurzelfasern zum gemischten Nervenstamm von diesem durch die Rr. communicantes zu den Ganglien des Brust- resp. Bauchsympathicus. Durch die vasomotorischen Nerven werden die Ringmuskeln der Gefässe beständig in einem Zustand mittlerer Contraction erhalten, dem sog. Gefässtonus, der infolge Durchschneidung des Halsmarks oder der vasomotorischen Nerven aufgehoben wird und daher einer Erweiterung und stärkeren Füllung des Gefässrohrs Platz macht. Erhöht wird dieser Gefässtonus, wie wir bereits wissen (S. 442), durch Sauerstoffmangel resp. Kohlensäurereichthum des die Med. oblong. umspülenden Blutes, ferner durch psychische Erregung (Erbleichen vor Schreck), auf reflectorischem Wege durch Reizung sensibler Nerven; herabgesetzt wird der Gefässtonus durch Reizung des N. depressor (S. 479). Wird das centrale Ende des N. depressor tetanisirt, so folgt eine Erniedrigung des Blutdrucks (mit ein wenig verminderter Schlagzahl des Herzens); man muss sich wohl vorstellen, dass die vom Depressor her in der Bahn des Vagus zur Medulla oblongata gelangende Erregung den Tonus des vasomotorischen Centrum der Med. oblong. herabsetzt. Dagegen erweisen sich nach Hürthle elektrische Reizungen des N. depressor und der sensiblen Nerven ohne Einfluss auf die Hirngefässe.

Ferner enthält der Sympathicus centripetale Bahnen, welche reflectorisch das Herzhemmungscentrum erregen. Goltz wies nach (1862), dass man durch Klopfen der Bauchdecken beim Frosch das Herz zum Stillstand bringen kann (Goltz'scher Klopfversuch). Diese Wirkung tritt nach Bernstein nicht mehr ein, wenn die Vagi durchschnitten sind. Ebenso wie durch Klopfen der Bauchdecken kann man durch Reizung des Sympathicusstammes diesen reflectorischen Herzstillstand herbeiführen.

Weiter führt der Halssympathicus neben vasomotorischen Nerven auch Secretionsfasern für die Speicheldrüsen. Im Gegensatz zu der reichlichen Secretion eines dünnflüssigen Speichels auf Reizung der Chorda tympani oder des Lingualisstammes (S. 468), secernirt die Unterkieferdrüse auf Reizung des Halssympathicus nach Eckhard (1860) einen spärlichen zähen dickflüssigen und klumpigen Speichel, der viel Schleimkörperchen und Gallertklümp-

'chen und bis zu 6 pCt. an Trockensubstanz enthält. Reizt man den Halssympathicus für sich allein, so erhält man von der Parotis keine Absonderung. Dass indess der Sympathicus auch auf die Parotis nicht blos vasomotorisch wirkt, ergibt sich aus dem Fund Heidenhain's, wonach, obschon es zu keiner sichtbaren Abscheidung von Speichel kommt, doch die Drüsenzellen der Parotis bei Reizung des Sympathicus eine morphologische Veränderung zeigen; wir haben derselben schon oben (S. 130, Fig. 22) gedacht; was dort als „thätige Parotis" bezeichnet ward, ist nichts anderes als das Aussehen der Drüsenzellen bei Reizung des Sympathicus, die doch keine sichtbare Speichelsecretion zur Folge hat. Ferner hat Heidenhain gezeigt, dass das auf Reizung des cerebralen Drüsennerven (N. Jacobsonii vom N. glossopharyngeus [S. 471]) gelieferte, an organischen Bestandtheilen arme Secret eine Zunahme seiner organischen Stoffe zeigt, sobald mit der Reizung des cerebralen Nerven die des Sympathicus verbunden wird. Somit ist auch der Sympathicus als Secretionsnerv anzusehen, aber ein Secretionsnerv sui generis, der nicht die Abscheidung des Wassers und der Salze, sondern nur die der organischen Stoffe des Secrets beherrscht.

Im Hals-, Brust- und Bauchsympathicus finden sich nach Luchsinger und Nawrocki auch secretorische Fasern für die Schweissdrüsen des Gesichtes, des Rumpfes und der Extremitäten; allein auch diese entstammen dem Rückenmark, treten durch die Rr. communicantes zum Grenzstrang und schliessen sich weiterhin den grösseren Nervenstämmen: Trigeminus, Medianus, Ulnaris, Ischiadicus an.

Vom Brusttheil des Sympathicus sind nur die von ihm abtretenden Nn. splanchnici bemerkenswerth und ebenso vom Bauchtheil und von den Unterleibsplexus des Sympathicus (S. 479) äusser den vasomotorischen Fasern nur diejenigen, welche zu der Bewegung des Uterus, der Blase, der Ureteren und des Darms in Beziehung stehen. Dieser Verrichtungen ist schon gedacht worden (S. 482, 483), ebenso der Nn. splanchnici als vasomotorische Nerven der Unterleibsorgane (S. 485) und als Hemmungsnerven für die Athmung (S. 477).

Innervation der Blutgefässe.

In der Bahn des Halssympathicus verlaufen die gefässverengernden oder vasomotorischen (besser vasoconstrictorischen) Nerven für den Kopf (S. 485); Reizung des Halssympathicus hat Verengerung der kleinen Arterien und Venen, damit verminderte Blutfüllung (Anämie) der Kopfgefässe, Lähmung des Sympathicus hat Erweiterung der Kopfgefässe und damit Blutüberfüllung (Hyperämie) derselben zur Folge. Es müssen also im Sympathicus Nervenfasern enthalten sein, welche die Muskeln der Kopfgefässe in der Norm in einem Zustand mässiger Contraction, in einem Tonus

erhalten. Gleichwie für den Kopf, gibt es auch für die Gefässe des übrigen Körpers vasomotorische Nerven. Das Centrum für die gesammten vasomotorischen Nerven, das „dominirende Gefässcentrum“ liegt in der Med. oblong. (S. 442); durchschneidet man das Halsmark unterhalb des Athemcentrum, sodass das Thier am Leben bleibt, so erweitern sich die Körpergefässe bis auf die des Kopfes, deren Nerven oberhalb des Halsmarks abtreten. Daraus ergibt sich also, dass der Gefässtonus vom vasomotorischen Centrum in der Med. oblong. unterhalten wird; sobald die Verbindung dieses Centrum mit den vasomotorischen Nerven gelöst wird, lässt die tonische Erregung nach, es erweitern sich die kleinen Arterien und Venen und infolge dessen nimmt die Füllung und Spannung in den grossen Körperarterien ab, der Blutdruck sinkt rapide. Wird umgekehrt die Med. oblong. elektrisch gereizt, so verengern sich die kleinen Gefässe, die Füllung der Capillaren und Venen nimmt ab, die der grossen Arterien zu, infolge dessen steigt der arterielle Blutdruck beträchtlich an. Wodurch dieser beständige Tonus des vasomotorischen Centrum unterhalten wird, ist nicht zu sagen; wir kennen nur Bedingungen, welche ihn erhöhen und herabsetzen. Den Tonus erhöht Sauerstoffmangel und Kohlensäurereichthum des Blutes, daher bei Erstickung infolge Verengerung der kleinen Gefässe der Blutdruck so ausserordentlich ansteigt, ferner sensible Reizung der Haut, endlich psychische Einflüsse: Schreck, Angst. Den Tonus verringert Reizung des vom Vagus abgehenden und zum Herzen tretenden N. depressor (S. 479); Reizung seines centralen Stumpfes setzt nach Ludwig und Cyon den Blutdruck herab, indem seine Erregung zur Med. oblong. hinauflaufend auf den Tonus des vasomotorischen Centrum eine Hemmungswirkung übt. Dieselbe Erregung findet wahrscheinlich in der Norm von den Herzendigungen des N. depressor aus statt, wenn infolge vasomotorischer Erregung der arterielle und damit auch der intracardiale Druck über eine gewisse Höhe angestiegen ist, und indem der N. depressor infolge seiner Erregung den vasomotorischen Tonus und damit auch secundär den Blutdruck herabsetzt, bildet er einen ausserordentlich werthvollen Wächter für die Circulation des Blutes. Die vasomotorischen Nerven für den Rumpf und die Extremitäten laufen im Rückenmark nach Dittmar in den Seitensträngen herab, treten an Ganglien der Vorderhörner heran, verlassen successive mit den vorderen Wurzelfasern das Rückenmark und treten durch die Rr. communicantes in den Grenzstrang vom Sympathicus über. Für die Brust- und Unterleibshöhle bleiben sie nun dauernd in sympathischen Bahnen (Splanchnici, S. 485), für die Extremitäten schliessen sie sich weiterhin den spinalen Nerven (Plex. brachialis, ischiadicus), für den Kopf dem Trigeminus (S. 466), dem Facialis (S. 468) und dem Hypoglossus (S. 472) an. Werden die Splanchnici durchschnitten, so erweitern sich die Gefässe des Unterleibs ad maximum, es stellt sich hier eine solche Hyperämie ein, dass im übrigen Körper die Füllung und Spannung

der Blutgefässe und damit der arterielle Blutdruck erheblich sinkt, freilich bei weitem nicht so stark, wie nach Abtrennung des Halsmarks, wonach die vasomotorischen Nerven des gesammten Rumpfes und der Extremitäten ausser Thätigkeit gesetzt sind. Ausser dem allgemeinen vasomotorischen Centrum in der Med. oblong. gibt es noch im ganzen Verlauf des Rückenmarks locale vasomotorische Centren (S. 436), gewissermassen Unterstationen des Hauptcentrum.

Auf Grund von neueren Erfahrungen muss man neben den Vasoconstrictoren auch *gefässerweiternde oder vasodilatatorische Nerven* annehmen. Durchschneidet man den Ischiadicus beim Hund, so erweitern sich infolge Lähmung der Vasomotoren die Gefässe der Hinterpfote; durch Reizung des peripheren Stumpfes kann man die erweiterten Gefässe wieder verengern. Aber schon nach wenigen Tagen verschwindet, wie *Goltz* beobachtet hat, die Erweiterung der Gefässe, und reizt man nun den peripheren Stumpf des durchschnittenen Ischiadicus, so tritt nach *Heidenhain* und *Ostroumoff* keine Verengerung, vielmehr eine Erweiterung der Gefässe ein; unter bestimmten Bedingungen (rhythmische Reizung statt des Tetanisirens) lässt sich diese Erweiterung schon beim frisch durchschnittenen Nerven erzielen. Also muss der Ischiadicus auch gefässerweiternde Nerven enthalten. Zum Verständniss der Erscheinung, dass die Gefässerweiterung infolge Durchschneidung des Ischiadicus schon nach wenigen Tagen nachlässt, muss man annehmen, dass in der Gefässwand selbst vasomotorische Centren und zwar automatischer Natur vorhanden sind, welche gewissermassen nur accessorische Centren vorstellen, indem sie erst nach Ausschaltung des allgemeinen vasomotorischen Centrums des Kopfmarks in Function treten und den aufgehobenen Gefässtonus allmälig wiederherstellen. Wenn nun für gewöhnlich bei Reizung des Ischiadicus nur Gefässverengerung zu beobachten ist, so dürfte der Grund darin zu suchen sein, dass die verengernden Nerven eine grössere Erregbarkeit besitzen als die erweiternden, daher der Erfolg der Reizung sich nur in Bezug auf die verengernden Fasern geltend macht; dafür büssen diese aber nach der Durchschneidung ihre Erregbarkeit früher ein, als die erweiternden, und prüft man daher einige Tage nach der Durchschneidung des Nervenstammes den peripheren Stumpf, so erhält man auf Reizung nur Gefässerweiterung. Nur erweiternde Fasern finden sich z. B. in der Chorda tympani (S. 468), denn Reizung der Chorda erweitert, ausser den Gefässen der vorderen zwei Drittel der Zunge und des Bodens der Mundhöhle, die Gefässe der Unterkieferdrüse und beschleunigt den Blutstrom so, dass das Venenblut noch mit arterieller Farbe die Drüse verlässt, ferner in den Nn. erigentes penis, deren Reizung nach *Eckhard* zu ausgiebiger Gefässerweiterung und damit zur Steifung (Erection) des Gliedes führt. Jeder grössere gemischte Nerv scheint neben den Vasoconstrictoren auch Vasodilatatoren zu enthalten; nur in der Zunge verlaufen beide in getrennten Bahnen:

die verengernden im N. hypoglossus, die erweiternden im N. lingualis trigemini. Auch die Vasodilatatoren sollen vom Rückenmark (aber nach Stricker durch die hinteren Wurzelfasern) ab- und in sympathische Bahnen übertreten, sich weiterhin den grösseren Nervenstämmen zugesellen und in ihnen zu den Gefässmuskeln geleitet werden.

Einfluss des Nervensystems auf die Drüsensecretion.

Unter spec. secretorischen Nerven versteht man, seit C. Ludwig's bahnbrechender Entdeckung an der Unterkieferdrüse (1851), solche Nerven, deren Erregung direct durch ihre Einwirkung auf die thätigen Drüsenzellen die Secretion quantitativ oder qualitativ ändert, ohne dass sich diese Modificationen auf Einflüsse vermehrter oder verminderter Blutströmung zurückführen lassen. Solchen spec. secretorischen Nerven sind wir bisher bei den Speicheldrüsen, bei der Thränendrüse und bei den Schweissdrüsen begegnet und haben gelegentlich derselben die Beweise für die Specificität dieser secretorischen Nerven beigebracht. Die Submaxillardrüse hat zwei Secretionsnerven, einen cerebralen, der vom Facialis stammt (S. 468) und in der Bahn der Chorda tympani sich zur Drüse begibt, und ferner einen zweiten vom Sympathicus stammenden (S. 486). Obschon die Chorda auch die gefässerweiternden, der Sympathicus die gefässverengernden Fasern führt, liess sich doch zeigen, dass der Einfluss der secretorischen Nerven auch unabhängig von Beschleunigung oder Herabsetzung der Blutströmung stattfindet; hierüber sowie wegen der qualitativen und quantitativen Verhältnisse der Secretion bei Reizung der Chorda und des Sympathicus sei auf das schon Besprochene (S. 468 und 486) verwiesen. Ebenso besitzt die Parotis zwei secretorische Nerven, einen cerebralen, der dem Glossopharyngeus entstammt (S. 471), und einen sympathischen (S. 486); die höchst bemerkenswerthen quantitativen und qualitativen Differenzen des Drüsensecretes bei Reizung des einen oder des anderen Nerven sind ebendaselbst erörtert worden. In den Nervenkernen des Facialis und Glossopharyngeus in der Medulla oblongata (S. 439) fanden wir weiter die functionellen Centra für die cerebralen Secretionsnerven jener Drüsen; nach Grützner haben auch die sympathischen Absonderungsnerven ihre Centra in der Medulla oblongata. Die normalen Erregungen fliessen diesen Centren von den sensiblen und Geschmacksnerven der Mundhöhle (Trigeminus [S. 466] und Glossopharyngeus [S. 471]) zu, aber auch von den sensiblen Nerven des Magens aus (Einführen von Essig, Pfeffer in den Magen) und zwar in den Bahnen der Nn. vagi, ja sogar von denen des übrigen Darmcanals (Reizung seitens Eingeweidewürmer) kann reflectorisch Speichelsecretion angeregt werden. Durchschneidet man die Chorda, so stockt zunächst die Absonderung vollständig, beginnt aber nach 24—48 Stunden wieder, um zusehends stärker zu werden und mehrere Wochen hindurch anzu-

halten. Die Ursachen dieser von Cl. Bernard zuerst beobachteten „paralytischen Secretion" sind noch dunkel.

Für die Orbitaldrüse (des Hundes und der Katze) bildet ein Zweig des N. buccinatorius vom Trigeminus (S. 466) den secretorischen Nerven; für die Thränendrüse der N. facialis (S. 468).

Zu der Secretion der Magendrüsen stehen die Nn. vagi in Beziehung (S. 479). Dagegen sind bisher noch keine spec. Secretionsnerven für die Leber und Niere gefunden worden. Wenn sowohl die Gallen-, wie die Harnabscheidung nach Durchschneidung des verlängerten oder Rückenmarks geringer wird (Asp; Cl. Bernard), wenn beide bei (directer oder reflectorischer) Reizung des Rückenmarks (Heidenhain; Eckhard, Grützner) und der N. splanchnici (I. Munk; Eckhard) sich verlangsamen oder gar stillstehen und hinwiederum nach Durchschneidung der Nn. splanchnici ansteigen, so beruhen diese Erscheinungen nur auf Veränderungen der Absonderungsgeschwindigkeit infolge Anschwellens und Abschwellens des Blutstromes innerhalb des resp. Absonderungsorgans, wie sie durch Lähmung oder Reizung der im Rückenmark bezw. in der Bahn der Splanchnici verlaufenden vasomotorischen Nerven (S. 485) herbeigeführt werden. In wie weit Druck und Geschwindigkeit des Blutstromes in der Leber und Niere die Absonderung beherrscht, haben wir oben (S. 158, 240) gesehen. In ganz gleicher Weise steigen und sinken beide Absonderungsprocesse mit Zunahme und Abnahme des Aortendrucks, nehmen bei mechanischer Verengerung der zuführenden Gefässe (Pfortader, Nierenarterie) ab und hören bei völligem Verschluss derselben ganz auf.

Dass die Absonderung des Pancreassaftes vom Nervensystem beeinflusst wird, dafür spricht der sofortige Eintritt der Secretion bei Aufnahme von Speisen, ja schon von ein wenig Senföl in den Magen, ein Vorgang, der nur als ein von den sensiblen Endigungen der Vagi in der Magenschleimhaut reflectorisch angeregter gedeutet werden kann. Hand in Hand damit geht eine Reflexwirkung auf die Gefässe: die Blutgefässe der Drüse erweitern sich, der Blutlauf durch die Drüse wird so beschleunigt, dass die Venen noch hellrothes Blut führen und pulsiren (S. 161). Ferner haben Heidenhain und Landau gefunden, dass die Absonderung durch electrische Reizung der Medulla oblongata hervorgerufen oder, wenn sie bereits besteht, beschleunigt werden kann; mit der Absonderungsgeschwindigkeit steigt zugleich der Procentgehalt des Secretes an festen Stoffen. Die peripheren Bahnen der secretorischen Nerven sollen nach Pawlow im N. vagus, nach Mett im Splanchnicus gelegen sein; gleichzeitige Reizung des Sympathicus mit dem Vagus resp. Splanchnicus soll die organischen Stoffe des sonst dünnen Secretes ansteigen lassen (vergl. S. 487).

Der Einfluss des Nervensystems auf die Secretion der Milchdrüsen ist durch eine Reihe wohlverbürgter ärztlicher Erfahrungen belegt, denen zufolge plötzliche Gemüthsaffecte der Säugenden die abgesonderte Milch qualitativ und quantitativ beeinflussen. Auch

der Akt des Saugens selbst wirkt als Absonderungsreiz, wahrscheinlich auf dem Wege reflectorischer Erregung des Secretionsapparates. Dagegen ist der Einfluss der Drüsennerven selbst auf die Secretion noch nicht als festgestellt zu erachten. Die diesbezüglichen spärlichen Beobachtungen von Röhrig an der Ziege sind weder in ihren Resultaten genügend ausgesprochen, noch haben sie bisher Bestätigung gefunden. Trennung des N. spermaticus ext., der den Euter der Thiere innervirt, hat nach Heidenhain und Partsch meist erhebliche Beschleunigung des Milchausflusses zur Folge.

Für die Schweissdrüsen ist die Unabhängigkeit der durch Nervenerregung hervorgerufenen Secretion vom Kreislauf und Blutdruck direct erwiesen (S. 435). In ihrem peripheren Verlauf sind die Schweissfasern allgemein grösseren Nervenstämmen zugesellt, für die Vorderpfote der Katze dem N. ulnaris und medianus, für die Hinterpfote dem N. ischiadicus, für die Gesichtsnerven des Pferdes und Schweines Aesten des N. trigeminus, daher Reizung dieser Nerven eine reichliche Schweisssecretion auslöst. Ausserdem finden sich Schweissfasern auch in sympathischen Bahnen des Grenzstranges (S. 487); allein diese sympathischen Bahnen benutzen den Grenzstrang nur als Durchgang; ihr eigentlicher Ursprung ist im Rückenmark gelegen. Dort finden sich auch die spinalen Schweisscentren (S. 435) und, gleichwie bei den vasomotorischen Centren, neben den spinalen noch ein zusammenfassendes, allgemeines Centrum für die Schweisssecretion aller vier Extremitäten (und des Rumpfes) in der Medulla oblongata (S. 443). Ebenso besitzen die Schweissfasern für den Kopf ihr Centrum ausschliesslich in der Medulla oblongata; daher kann durch Reizung der Medulla Schweisssecretion am ganzen Körper hervorgerufen werden. Für diese Centren geben einmal Veränderungen der Blutbeschaffenheit und zwar Sauerstoffmangel (dyspnoïsches oder Erstickungsblut), ferner Ueberhitzung des Blutes und endlich sensible Erregung, letztere auf dem Wege des Reflexes, den Secretionsreiz ab. Der Einfluss des Grosshirns auf die centrale Erregung der Schweissnerven ist zweifellos; psychische Erregung führt zu der als „Angstschweiss“ bekannten Secretion. Endlich sei noch der merkwürdigen Beobachtung von Dupuy gedacht, dass nach Durchschneidung des Halssympathicus beim Pferde starke Schweisssecretion im Gesicht ausbricht; ein Verständniss hierfür hat bisher noch nicht gewonnen werden können.

Einfluss der Nerven auf die Ernährung, trophische Nerven. Dass die Nerven einen, wenn auch seinem Wesen nach noch unbekannten Einfluss auf die Ernährung und das Wachsthum der Gewebe ausüben, dafür sprechen eine Reihe von Erfahrungen aus Krankheitsfällen, so z. B. die Abmagerung und der Schwund (Atrophie) gelähmter Gliedmaassen, die Ertödtung der Weichtheile am Kreuzbein und den Trochanteren durch die Schwere des Körpers (das sog. Durchliegen, Decubitus) bei gewissen Hirnerkrankungen, das Auftreten von Hautausschlägen (Herpes Zoster, Gürtelrose) bei Erkrankungen der Nerven und Spinalganglien u. A. m. Experimentell hat man versucht,

durch Verletzungen gewisser Nerven Störungen in der Ernährung der Gewebe zu erzeugen, und man hat die nach der Durchschneidung der Nn. vagi auftretende Lungenerkrankung (S. 475), sowie die sog. Trigeminusophthalmie (S. 466) in diesem Sinne zu deuten gesucht; indess haben sich für das Zustandekommen der eben genannten Störungen einfachere und ungezwungene Erklärungen finden lassen. So zahlreich auch die verschiedensten Nerven durchschnitten worden sind, so fehlt doch eine Beobachtung, die in eindeutiger Weise die trophische Function bewiese.

4. Die Lehre von den Sinnen.

Gleichwie die Thätigkeit der motorischen Nerven sich an den peripheren Endorganen derselben, den Muskeln kundgibt, so vermittelt der Erregungszustand eines sensiblen Nerven (S. 418) in dessen centralem Endapparat im Gehirn einen eigenthümlichen Vorgang, der zu einem nur subjectiv wahrnehmbaren Effect, zu einer Empfindung führt. Die durch verschiedene sensible Nerven zugeleiteten Erregungen wirken nicht in gleicher Weise auf das Gehirn der Thiere; die durch sie hervorgerufenen Sinnesempfindungen sind unter sich verschieden, indess ist, wie sich herausstellen wird, es einzig und allein die Verbindung der einzelnen sensiblen Nerven mit ihrem resp. Centrum im Gehirn, wodurch der Effect der sensiblen Erregung zu einem verschiedenartigen wird. Die Empfindungen, die wir durch äussere Eindrücke erhalten, sind nicht abhängig von der Natur dieser Eindrücke, sondern vielmehr von der Natur der erregten Sinnescentren im Gehirn. Wir empfinden nicht die Vorgänge der Aussenwelt, die auf unseren Körper resp. einen gewissen Theil desselben einwirken, sondern nur wie sie unserem Gehirn erscheinen. Die Fähigkeit der einzelnen Sinnescentren, eine bestimmte Art von Empfindung zu erzeugen, nennt man nach Johannes Müller, der die Lehre von den Sinnesempfindungen auf streng wissenschaftlicher Basis aufgebaut hat (1834), ihre specifische Energie.

In der Regel werden die verschiedenen Sinnesnerven nicht durch die uns bekannten Nervenreize (S. 400), sondern ein jeder von ihnen durch ganz bestimmte Einflüsse erregt. Zur Aufnahme dieser Einwirkungen befinden sich an den peripheren Enden der Sinnesnerven eigenthümliche Vorbaue oder Sinnesendapparate, die nur durch bestimmte Einwirkungen erregt werden, und zwar ein jeder durch einen specifischen Reiz, den man als den adäquaten Reiz bezeichnet; so geben riechbare Stoffe den adäquaten Reiz für die Endausbreitungen des Riechnerven, Licht für die Endausbreitungen des Sehnerven, Schall für die Endapparate des Hörnerven u. s. f. ab. Diese Sinnesendapparate übertragen dann ihre Erregung auf den mit ihnen in Verbindung stehenden Nerven, in welchem sich der Erregungsvorgang ganz wie in jeder anderen

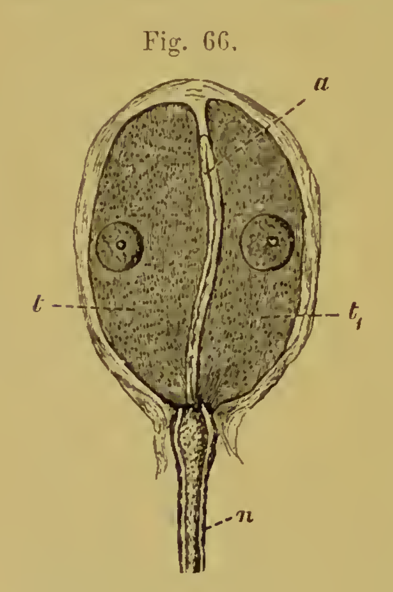
Nervenfaser fortpflanzt, und zwar nach Schelske in den Gefühlsnerven mit einer Geschwindigkeit, welche derjenigen im motorischen Nerven (S. 404) gleichkommt, etwa 30 Mtr. in der Secunde. Dass diese Erregungen dann verschiedene Empfindungen hervorrufen, hängt nur von den Eigenschaften der Centren ab, zu denen die Erregung geleitet wird. Die so zu Stande kommenden Empfindungen werden von der Psyche zu Schlüssen verwerthet, die meist unbewusst sind, und daraus setzt sich dann unser Urtheil zusammen, das wir, weil wir uns des Dazwischentretens eines geistigen Aktes nicht bewusst sind, für eine unmittelbare Empfindung halten.

Der Gefühlssinn.

Alle äusseren und inneren Einwirkungen auf unsere Haut und unsere Schleimhäute rufen, durch die Nerven bis zu unserem Gehirn fortgepflanzt, daselbst eine eigenthümliche Empfindung, die Gefühlsempfindung hervor. Die gesammte Haut incl. der Schleimhäute stellt ein peripheres Sinnesorgan vor, das mit eigenthümlichen Nervenendapparaten verschiedener Art ausgestattet ist. Im Princip lassen sie sich auf kolbige und blasige Erweiterungen der feinsten myelinfrei werdenden Nervenendäste der Haut zurückführen. Durch die so bewirkte Vergrösserung der Oberfläche der erregbaren Apparate der Haut werden diese für die zartesten äusseren Eindrücke empfänglich.

Man findet die Nervenendapparate in den verschiedenen Schichten der Haut. In den tiefen Schichten des Rete Malpighi sowie in den Cutispapillen finden sich Tastzellen, in den Cutispapillen Tastkörperchen, im Unterhautbindegewebe die Vater-Pacini'schen Körperchen. Die Tastzellen, bisher nur in der Rüsselscheibe des Schweins, sowie in dem Schnabel und der Zunge der Vögel nachgewiesen, sind blasenförmige Zellen mit blassem Kern (wie t und t_1, Fig. 66), in deren Zellenhülle das Neurilemm übergeht, während sich der Axencylinder in die Zellsubstanz verliert; häufig tritt ein Nervenendast (n) an zwei dicht nebeneinanderstehende Tastzellen, die sog. Zwillingstastzelle (Grandry's Körperchen, Fig. 66); das Neurilemm geht in die Kapsel über, während der Axencylinder (a) zwischen beiden Tastzellen emporsteigt. Sind mehrere Tastzellen der Breite nach in eine Hülle vereinigt, so entsteht ein einfaches Tastkörperchen (Fig. 67). Dieses von Meissner und R. Wagner (1852) entdeckte Gebilde von Tannenzapfenform (t) zeigt auf der Oberfläche zahlreiche Kerne und unregelmässige Streifen, die

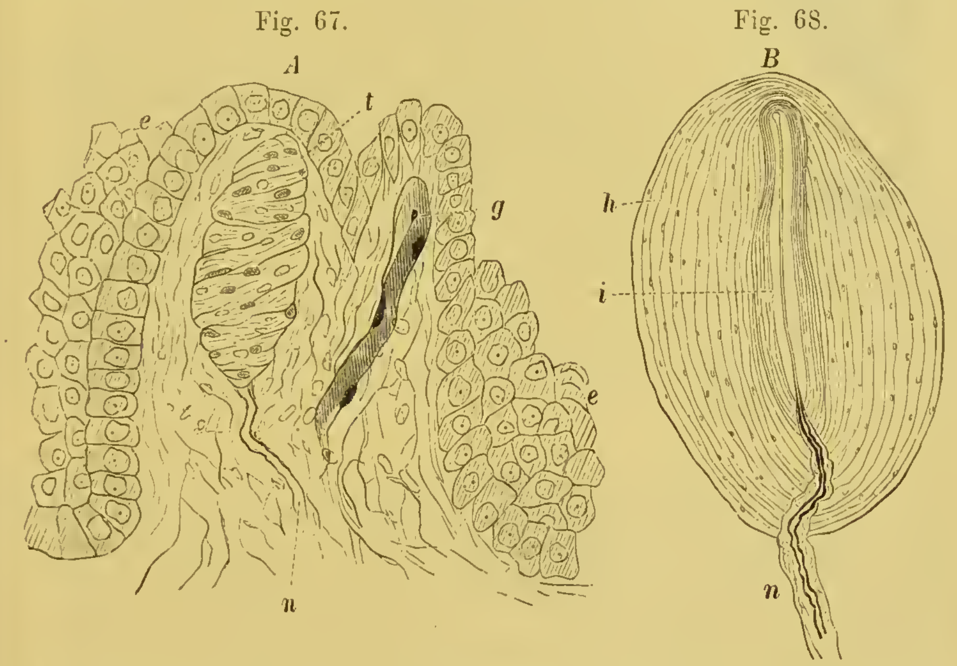
Fig. 66.



Zwillingstastzelle (in der Seitenansicht) nach Grandry.

vermuthlich den Grenzen der einzelnen Tastzellen entsprechen. Die an das untere Ende des Körperchens herantretende Nervenfaser (n) läuft wahrscheinlich spiralig um dasselbe herum, um dann in dessen Innern zu verschwinden. (Neben einer Tastkörperchen führenden Papille liegt in der Regel eine Gefässpapille [g]). Ein Aggregat mehrerer Tastkörperchen bezeichnet man als „zusammengesetztes Tastkörperchen". Die Tastkörperchen finden sich beim Menschen fast an allen Hautstellen, am zahlreichsten da, wo das Gefühl sehr fein ist, wie an der Volarseite der Fingerspitze (zu etwa 100 auf einer Qu.-Linie), ferner in der ganzen Hohlhand und in der Fusssohle, weniger reichlich schon auf dem Handrücken. An ersteren Stellen stehen sie auch in regelmässigen Reihen angeordnet, wodurch die regelmässig gestreifte Zeichnung der Haut entsteht.

Fig. 67. Fig. 68.



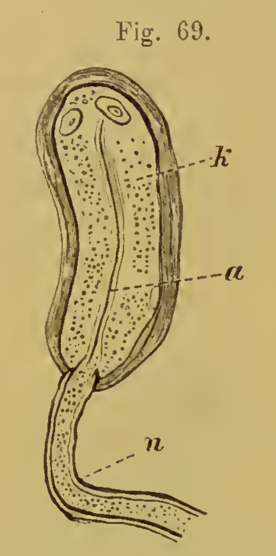
Hautpapille mit Tastkörperchen vom Menschen. Vater-Pacini'sches Körperchen von der Katze.

Ausser beim Menschen sind Tastkörperchen bisher noch beim Affen gefunden worden. Die (1725 entdeckten) Vater-Pacini'schen Körperchen (Fig. 68) von eiförmiger Gestalt bestehen aus zwiebelartig concentrischen Bindegewebslamellen (h), in die das Neurilemm der Nervenfaser (n) übergeht und die einen centralen, mit weicher feinkörniger Masse erfüllten Hohlraum, den Innenkolben (i) einschliessen, den der nackte Axencylinder gradlinig durchsetzt, um in der Nähe der Spitze mit einer oder zwei knopfartigen Verdickungen zu enden. Diese Körperchen finden sich beim Menschen stets im Unterhautbindegewebe und zwar an der Hohlhand und der Fusssohle, wo sie, meist vom blossen Auge sichtbar, wie Beeren an den Endausbreitungen des N. medianus und plantaris sitzen, ferner ziemlich verbreitet in den Gelenken; weiter in der Haut des Elephanten und der Fledermaus, vielleicht sogar der meisten Säugethiere; sehr zahlreich und infolge ihrer Grösse (2 Mm.) direct sichtbar, im Gekröse der Katzen und hier auch in der Schleimhaut des Darmcanals und der Genitalien

anzutreffen, weiter in den Sohlenballen der Carnivoren, endlich im Fuss des Pferdes und Schafes.

In der Augenbindehaut, in den Lippen, der Zunge, im weichen Gaumen der Säugethiere, beim Rind und Schwein auch in der Glans penis und clitoridis, beim Kaninchen in der Vaginalschleimhaut, seltener in den Sohlenballen der Fleischfresser findet man die Krause'schen Endkolben (Fig. 69), länglich ovale aus einer kernführenden Bindegewebshülle bestehende Bläschen (k), in deren halbflüssigem Inhalt der Axencylinder (a) zugespitzt oder mit einer kleinen Anschwellung endet.

Fig. 69.



Endkolben aus der Conjunctiva des Elephanten nach W. Krause.

In der Hornhaut, und zwar sowohl zwischen deren Epithelzellen als auf der freien Oberfläche, enden die feinsten Nervenästchen mit knopfförmigen Verdickungen, sog. Nervenendknöpfchen.

Endlich gehören auch hierher die Tast- oder Fühlhaare. Diese, länger und steifer als die gewöhnlichen Haare und in einem doppelten Haarbalg steckend, finden sich an den Lippen, am Kinn, in der Umgebung der Nasenöffnungen und um die Augen herum bei einer grossen Reihe von Säugethieren, besonders bei den Katzenthieren ausgebildet. Zu jedem Tasthaar tritt ein feiner Nervenfaden.

Im Wesentlichen sind es mechanische und thermische Reize, die auf die Haut wirkend zu Empfindungen führen. Wird irgend eine Stelle unserer Haut berührt, so haben wir die Empfindung einer Berührung. Wird unserer Haut ein glühender Eisenstab genähert, so erzeugt die von diesem ausstrahlende Hitze in uns die Empfindung der Wärme. Indem diese Berührungs- und Temperaturempfindungen uns zum Bewusstsein kommen, führen sie zu Wahrnehmungen oder Gefühlen. Er ergeben sich so zwei gesonderte Gefühlsqualitäten, die wir mittels unserer Haut zu unterscheiden vermögen.

Ortsinn. Wird bei geschlossenen Augen unsere Stirnhaut berührt und dann eine andere Hautstelle z. B. der Handrücken, so vermögen wir ausser der Berührung als solcher auch noch mit mehr oder weniger Sicherheit den Ort der Berührung zu unterscheiden. Es sind also die Berührungsempfindungen mit Localzeichen versehen. Diese Fähigkeit, auch ohne Zuhilfenahme des Gesichtssinnes, den Ort der Berührung zu erkennen, bezeichnet man wohl auch als den „Ortsinn der Haut", indessen stellt dieser nur einen Factor des allgemeinen Berührungsgefühls und nicht eine gesonderte Qualität des Gefühlssinnes vor. Wird z. B. irgend ein Punkt unserer Armhaut berührt, so pflanzt sich die Erregung, welche auf die zu den Tastkörperchen dieser Gegend tretenden feinsten Nervenfasern stattfindet, nach dem Gesetz von der iso-

lirten Leitung (S. 402) ausschliesslich in diesen Nervenfasern bis zur Hirnrinde, wo diese Fasern in Gangliengruppen, sogenannten Centren enden; erst wenn die Erregung hier angelangt ist, kommt die Empfindung zu Stande. Nun liegen (S. 452) die Centren für die Gefühlsempfindungen, die Fühlsphäre, nach H. Munk beim Hunde in der grauen Hirnrinde des Scheitellappens, und zwar sollen die sensiblen Nerven für die einzelnen Körpertheile an verschiedenen, scharf gesonderten Stellen dieser Fühlsphäre (Fig. 65, C—J; S. 452) enden, sodass jedem Punkt unserer Haut eine bestimmte Stelle auf der Hirnrinde des Scheitellappens entspreche; es ist gewissermaassen die Hautoberfläche auf die Rinde des Scheitellappens projicirt. So sei jede Hautempfindung zugleich mit einem Localzeichen verbunden, so komme mit der Berührungsempfindung und unablösbar von ihr uns zugleich der Ort zum Bewusstsein, an dem die Berührung stattfindet, so localisiren wir mit einem Wort die Berührungsempfindungen richtig. Wird uns die Erregung durch eine bestimmte Nervenfaser zugeleitet, so erregt sie im Hirn gewissermaassen das Bild derjenigen Hautstelle, an welcher der Reiz stattgefunden, es liest unsere Psyche gleichsam Tasten ab. Vermöge der erwähnten anatomischen Projection der Hautoberfläche auf die Hirnrinde und durch die Erfahrung hat unsere Psyche gelernt, von welchen Hautbezirken die einzelnen Nervenfäden ihr die Nachrichten zutragen, und nun verlegt sie jedesmal, wenn eine durch diese Fasern zugeleitete Empfindung ihr zum Bewusstsein kommt, den Ort der Erregung an diejenige Hautstelle, zu der jene Nervenfäden gehen und von der aus sie gewohnt ist, Erregungen durch jene Nervenfäden zugeleitet zu erhalten. Diese Macht der Gewohnheit ist so stark, dass — und dies ist besonders interessant — Empfindungen in Hauttheile verlegt werden, die gar nicht mehr vorhanden sind. Ein am Arm oder Bein Amputirter klagt noch Jahre lang über heftige Schmerzen in den abgesetzten Gliedmaassen; die an der Amputationsfläche durchschnittenen Nervenstämme, welche das abgesetzte Glied mit Empfindungsfasern versehen haben, erleiden in der verheilten Narbe des Stumpfes ab und zu Reizungen, welche zum Gehirn fortgeleitet Empfindungen erregen, die von der Psyche vermöge der einmal erworbenen Erfahrung in das Glied verlegt werden, von dem die erregten Nerven sonst herkamen, also in das nicht mehr am Körper befindliche Bein resp. den Arm. Aehnlich verlegen wir beim sog. Einschlafen des Fusses, das durch den Druck der Stuhlkante auf den Stamm des Ischiadicus im Verlauf des Oberschenkels hervorgerufen wird, die Empfindung des Kriebelns und Ameisenkriechens nicht auf die direct gedrückte Nervenstrecke, die der Ausgangspunkt der Empfindung ist, sondern in die periphere Ausbreitung des Ischiadicus in der Fusssohle. Man bezeichnet diese Eigenschaft der Sinnescentren, die infolge ihnen zugeleiteter Erregungen entstehenden Empfindungen peripher zu ver-

legen, als das Gesetz der excentrischen Empfindung oder besser der peripheren Localisation der Empfindungen.

Die Feinheit der Localisation der Berührungsempfindungen ist an verschiedenen Stellen der Haut verschieden; sie ist von E. H. Weber (1834), dem die Lehre vom Gefühlssinn die grundlegenden Untersuchungen verdankt, durch eine sinnreiche Methode gemessen worden. Diese beruht darauf, dass man die abgestumpften Spitzen eines Zirkels neben einander auf die zu prüfende Hautstelle setzt und die Entfernung bestimmt, die man den Spitzen von einander geben muss, damit die Versuchsperson bei geschlossenen Augen die Berührung als die zweier getrennter Spitzen empfindet. Berührt man mit den Spitzen, wenn sie nur 2 Mm. auseinanderstehen, die Volarseite der letzten Fingerphalangen, so werden zweifellos zwei Spitzen empfunden. Berührt man aber mit den Spitzen bei gleichem Abstand von einander den Handrücken, so hat man die Empfindung einer einfachen Berührung; es muss hier der Abstand beider Spitzen bis auf mindestens 30 Mm. gebracht werden, um die Berührung als doppelt zu empfinden. Der Abstand der Zirkelspitzen, der nöthig ist, damit zwei getrennte Spitzen gefühlt werden, gibt also ein Maass für die Feinheit der Berührungsempfindung an den verschiedenen Stellen der Haut.

Weber hat so die Haut des ganzen Körpers geprüft und eine Tabelle entworfen, in der die Zahlen den Abstand, in Mm. umgerechnet, bedeuten, den man den Zirkelspitzen geben muss, damit an der betreffenden Stelle die Berührung als doppelt gefühlt wird.

Stirn 23, Augenlid 11, Ohr 23, Jochbeingegend 15, Wangen 11, Nasenspitze 7, Oberlippen 9, Zungenrücken 9, Zungenspitze 1, Zungenwurzel 9, Unterlippen 4, Mitte des harten Gaumens 14, Hals 34, Brust 45, Oberarm 68, Ellbogen und Unterarm 40, Handwurzel 32, Oberschenkel 68, Kniescheibe 36, Unterschenkel 40, Metatarsus 40, Scheitel 34, Hinterhaupt 27.

Rückenseite: Hals und Rückenwirbel 55—70, Kreuzwirbel 40, Gesäss 40, Fussknöchel 23, Planta (Mitte) 16, Zehen (Planta) 11.

Volarfläche: Fingerspitzen 2, zweite Phalanx 5, erste Phalanx 7, Daumenmetacarpus 9.

Dorsalfläche: Fingerspitze 7, zweite Phalanx 11, dritte Phalanx 16, Metacarpus 19.

Die feinste Berührungsempfindlichkeit besitzt die (am dichtesten mit Tastkörperchen ausgestattete) Zungenspitze, die stumpfste die Haut des Oberarms, Oberschenkels und Rückens, und zwar ist die Berührungsempfindlichkeit dieser Theile mehr als 60 mal kleiner als die der Zungenspitze. Misst man für irgend eine Hautstelle die Entfernung beider Spitzen, bei der die doppelte Empfindung eben in eine einfache übergeht, die also um 2—5 Mm. kleiner ist als die eben angegebene, und führt diese Messung nach verschiedenen Richtungen in gleicher Weise aus, so erhält man eine kreisförmige oder an den Extremitäten mehr ovale Figur, innerhalb deren also immer zwei Berührungen als eine einfache

gefühlt werden: ein solches kreisförmiges oder (an den Extremitäten mehr) ovales Territorium bezeichnet man als Empfindungskreis.

Die nächstliegende Erklärung würde die sein, dass ein jeder dieser Empfindungskreise von einer einzigen Nervenfaser versorgt wird und dass daher die innerhalb derselben stattfindenden Erregungen, dem Gehirn zugeleitet, stets die Empfindung einer einfachen Berührung hervorrufen. Dann müsste aber, wenn wir mit den Zirkelspitzen aus einem Empfindungskreise gegen den benachbarten vorrücken, sobald die eine Zirkelspitze die Grenzen beider Empfindungskreise überschreitet, sofort eine doppelte Empfindung zu Stande kommen, also z. B. am Rücken, wo der Abstand 60 Mm. beträgt, schon dann, wenn beide Spitzen je 2 Mm. von der gemeinschaftlichen Grenze zweier anstossenden Empfindungskreise abstehen. Allein das ist nicht der Fall, vielmehr müssen z. B. am Rücken die Spitzen überall um 60 Mm. auseinanderstehen, wenn eine doppelte Berührung gefühlt werden soll. Man hat sich jeden Empfindungskreis aus einer grossen Anzahl mosaikartig angeordneter Feldchen, der Tastfeldchen (Bernstein), zusammengesetzt zu denken, und jedes dieser Feldchen bildet den Endbezirk einer Nervenfaser. Nimmt man nun an, dass jedesmal eine Reihe zwischenliegender unerregter Tastfeldchen nothwendig ist, damit eine Berührung als doppelt empfunden wird, so ist die eben angeführte Erfahrung verständlich; zugleich aber eine andere Erfahrung, dass nämlich die kleinste wahrnehmbare Distanz durch fortgesetzte Uebung, namentlich an solchen Stellen, welche grosse Empfindungskreise besitzen, herabgemindert werden kann. Daraus ergibt sich aber auch, dass wir es hier mit einem Process im Gehirn zu thun haben, und dass die Ursache der Empfindungskreise eigentlich nicht in den Eigenschaften der Haut, sondern in denen des Gehirns begründet ist.

Raumsinn. Aus den mit Localzeichen verbundenen Berührungsgefühlen gehen die Vorstellungen über die Existenz und Lage der die Haut berührenden Gegenstände hervor. Ueber die Grösse und die Dimensionen eines Körpers, über die Beschaffenheit der Oberfläche, ob rauh, ob glatt, ob krumm, ob eben, gelangen wir durch das Berührungsgefühl allein und ohne Zuhilfenahme des Gesichtes zu einer Vorstellung. Trifft die Haut eine Reihe gleichzeitig und continuirlich neben einander gelagerter Eindrücke, berührt ein Object mit einer beliebig geformten Fläche die Haut, so combinirt die Seele aus den verschiedenen localisirten Berührungsempfindungen die Vorstellung von der Grösse und Gestalt der gereizten Hautfläche. Da wir aber alle Sinnesempfindungen objectiviren, so übertragen wir auch die so erkannten räumlichen Verhältnisse der gereizten Hauttheile auf die als Ursachen der Empfindungen vorgestellten Objecte, übersetzen sie in Vorstellungen von Grösse, Gestalt und Abstand derselben. Man hat diese durch unser Hautsinnesorgan vermittelte Fähigkeit wohl auch als den „Raumsinn der Haut“ bezeichnet.

Tastsinn. Ueber die Beschaffenheit eines Körpers gelangen wir zu einer noch schärferen Vorstellung, wenn wir unser Fühl-

organ, die betreffende Hautfläche, über den zu prüfenden Gegenstand nach allen Richtungen hinbewegen, ihn „abtasten". Wird die Tastfläche über das ruhende Object verschoben, so ändert sich auch der Ort der Empfindung: unser Bewusstsein erhält so eine stetige Reihenfolge verschieden localisirter Eindrücke, aus denen die Psyche die Vorstellung von der räumlichen Anordnung der hinter einander berührten Hautpunkte, von der Richtung und Ausdehnung der Berührungsbahn combinirt. Das sog. Tastvermögen ist besonders an den Händen gut ausgebildet, die vermöge der Beweglichkeit ihrer einzelnen Finger und vermöge der an diesen so hervorragenden Berührungsempfindlichkeit zum Tasten ganz besonders geeignet sind. Ganz allgemein finden wir die zum Tasten bestimmten Organe mit einer möglichst grossen Beweglichkeit ausgestattet, so die Zunge aller Thiere, die Oberlippe der Einhufer, der Rüssel des Elephanten, die Fühler der Insecten. Das Tastvermögen der Fusssohlen beim Menschen ist für die Sicherheit und Festigkeit des Stehens von wesentlicher Bedeutung (S. 371).

Die Fussenden der Thiere sind wegen ihrer geringen Beweglichkeit und ihrer dicken hornigen Ueberzüge viel weniger zur Vermittlung von Tasteindrücken geeignet, am wenigsten bei Thieren, die, wie die Einhufer, ein ungetheiltes Fussende haben, das eine genaue Berührung mit den abzutastenden Gegenständen unmöglich macht. Dass indess von den Hufen aus und zwar durch die von der Hornkapsel eingeschlossene, an Nerven reiche Haut Tastempfindungen vermittelt werden, welche, auch ohne Zuhilfenahme des Gesichtssinnes, zu einer Vorstellung von der Beschaffenheit des Bodens, ob weich, ob hart, ob eben oder uneben, führen, ergibt sich daraus, dass Pferde in der Dunkelheit und auf unbekanntem Terrain, ebenso blinde Pferde, noch Ortsbewegungen zu machen im Stande sind. Bei den Thieren mit langen beweglichen Lippen bilden diese ein feines Tastorgan, dessen Empfindlichkeit noch durch die Tast- oder Fühlhaare erhöht wird; durch diese ist auch die Haut der Augenlider zu Tastempfindungen befähigt. In dieser Beziehung kommt den Tasthaaren der Hunde und Katzenthiere gleichfalls eine besondere Bedeutung als Tastorganen zu. Neuerdings hat Blaschko die Aufmerksamkeit darauf gslenkt, dass auch die über die ganze Haut verbreiteten Wollhaare von Bedeutung für die Tastempfindung sind, ja dass diese sogar die empfindlichsten Tastorgane sind, weit empfindlicher als die zwischen den Wollhaaren gelegenen Hautbezirke.

Für die aus dem Abtasten zu gewinnenden Vorstellungen kommen uns die mit den Hautempfindungen verbundenen Localzeichen wesentlich zu Hülfe. Aendert man die normale Stellung des Tastorgans, so treten sogleich Täuschungen der Tastvorstellungen ein, wie z. B. in dem berühmten „Erbsversuch des Aristoteles". Kreuzt man den Mittelfinger mit dem Zeigefinger und betastet mit den gekreuzten Fingerspitzen eine Erbse, so erhält man die Vorstellung von zwei Erbsen, weil unsere Psyche gewohnt ist, nur die von der Ulnarseite des Zeigefingers und der Radialseite des Grossfingers ihr zuströmenden Tastempfindungen als von einem betasteten Gegenstand herrührend und einander ergänzend zu combiniren.

Drucksinn. Mittels unserer Haut sind wir auch im Stande, die Intensität des auf sie ausgeübten Druckes abzuschätzen. Druckempfindungen werden schon durch sehr kleine Reize ausgelöst, an der Stirn schon bei Application von nur 2 Mgrm. Je stärker die Reizung der Nervenfasern ist, welche sich in dem gedrückten Theile verbreiten, eine desto stärkere Erregung läuft den Nerven entlang zum Hirn und löst hier im Centrum eine um so intensivere Empfindung aus, daher sich mit der Druckempfindung, die zum Bewusstsein kommt, zugleich eine Druckvorstellung verbindet, eine Vorstellung über die Kraft, mit der die Objecte auf die Haut wirken. Dieses Vermögen, die Intensität des auf die Haut ausgeübten Druckes abzuschätzen, bezeichnet man als Drucksinn. Der Drucksinn der Haut, den man durch Feststellung der kleinsten Gewichtsdifferenz bestimmt, die nöthig ist, um zwei auf die (gut unterstützte) Hand aufgelegte Gewichte als verschieden schwer zu erkennen, ist sehr fein. Zwar ist die Haut kein absoluter Druckmesser; sie kann in dieser Hinsicht sich nicht mit der schlechtesten Wage messen, es fehlt ihr jedes Schätzungsvermögen für absolute Gewichte, wohl aber ist sie ein relativer Druckmesser von verhältnissmässig grosser Feinheit. Nach Weber können wir Gewichte unterscheiden, die sich wie 29 : 30 verhalten, also 29 von 30 Grm., 58 von 60 Grm., 87 von 90 Grm. u. s. f., doch dies auch nur unter der Bedingung, dass zwischen dem Auflegen beider Gewichte höchstens 15 Secunden vergehen.

Verfliesst zwischen dem Auflegen der Gewichte auch nur $1/_2$ Min., so lassen sich nur noch Gewichte unterscheiden, die sich wie 24 : 30 verhalten. Sobald nämlich das Gewicht entfernt wird, hört die Druckempfindung auf, aber unser Gehirn hat die Fähigkeit, den empfundenen Sinneseindruck als solchen sowie die Intensität desselben noch eine sehr kurze Zeit lang festzuhalten. Erfolgt innerhalb dieser ein neuer Druck, so sind wir im Stande, die Stärke beider Empfindungen mit einander zu vergleichen. Sehr schnell erblasst aber der einmal erhaltene Sinneseindruck, und dann vermögen wir einen neuen Sinneseindruck nur unsicher mit dem erst empfundenen zu vergleichen.

Bei gewissen mit Herabsetzung des Druckgefühls verbundenen Krankheiten (so bei der mit Zerstörung der Hinterstränge des Rückenmarks einhergehenden Rückenmarksdarre, Tabes dorsalis) kann der Drucksinn so herabgesetzt sein, dass 50 Grm. von 2500 Grm. nicht mehr unterschieden werden können.

Muskelsinn. In der Regel schätzen wir das Gewicht eines Objectes nicht allein mittels des Drucksinns der Haut ab; am häufigsten wohl dadurch, dass wir das Gewicht heben und aus der Muskelspannung, die nothwendig ist, der Schwerkraft des Körpers das Gleichgewicht zu halten, auf die Schwere des Körpers einen Schluss ziehen. Das Vermögen, mittels der Empfindung von dem Grade der Muskelspannung das Gewicht eines Körpers abzuschätzen, bezeichnet man als Muskelsinn. Das anatomische Substrat für diese Muskelgefühle ist (die von C. Sachs gefundenen sensiblen

Muskelnerven erscheinen fragwürdig) in besonders gebauten Nervenendigungen der Muskeln, deren bindegewebiger Hülle (Perimysium) und der Sehnen zu suchen (S. 421). Ueber die Feinheit des Muskelsinns hat Weber Versuche in der Weise angestellt, dass er ein Tuch, in das Gewichte gelegt waren, an seinen 4 Zipfeln kräftig ergriff, damit in der Reibung kein Unterschied entstand und somit das Druckgefühl möglichst ausser Spiel blieb, und nun die Gewichte mit Hilfe der Vorderarmmuskeln, die das Ellbogengelenk beugen, abwog. Weber fand so, dass der Muskelsinn ebenso wenig wie der Drucksinn der Haut eine absolute Gewichtsschätzung gestattet, wohl aber in Rücksicht der Schätzung von Gewichtsdifferenzen den Drucksinn noch an Feinheit übertrifft. Mittels des Muskelsinnes konnte er Gewichte unterscheiden, die sich wie 39 : 40 verhielten, während er mittels des Drucksinns der Haut nur Gewichte im Verhältniss von 29 : 30 zu unterscheiden im Stande war. Die Gefühle oder besser die Wahrnehmungen vom Zustand der Muskeln, ihrer Dehnung oder Spannung, ihrer Contraction sind mit weniger entwickelten Localzeichen verbunden als die Hautgefühle. Die Muskelgefühle können mit Druckgefühlen für die Druckvorstellungen zusammentreten; beide vereint liefern die recht scharfen Vorstellungen über die jeweilige Lage der Körpertheile, wie über die Lageveränderung der Körpertheile bei passiver Bewegung derselben.

Temperatursinn. Die zweite Qualität des Gefühlsinnes bilden die Temperaturgefühle. Organe dieses Sinnes sind nach Weber: die ganze äussere Haut, die Haut des äusseren Gehörgangs, die Schleimhaut der Mund- und Rachenhöhle, des vorderen Eingangs und Bodens der Nasenhöhle und der vorderen Fläche der Gaumenbögen, endlich die Schleimhaut des Afters; doch sind, wie zuerst die Untersuchungen von Blix gelehrt haben, die genannten Flächen nicht in ihrer ganzen Continuität für Wärme- und Kälteempfindungen befähigt, vielmehr ist diese Fähigkeit an ganz bestimmte, in wechselnder Menge über die einzelnen Hautpartien verstreute Punkte gebunden, welche höchst wahrscheinlich die Endorgane specifischer „temperaturempfindender“ Nerven darstellen. Solcher Temperaturpunkte gibt es zwei grundverschiedene Arten: Kältepunkte und Wärmepunkte, von denen jene ausschliesslich die Empfindung der Kälte, diese ausschliesslich die Empfindung der Wärme vermitteln. Von den zwischen diesen Punkten gelegenen Hautpartien aus gelingt es nicht, irgend welche Temperaturempfindung hervorzurufen, während von den Kälte- und Wärmepunkten nicht nur durch den adäquaten Reiz, sondern nach Blix auch durch electrische, nach Goldscheider sogar durch mechanische Reizung die entsprechende Empfindung ausgelöst werden kann. Das Bestimmende für die Temperaturempfindung ist die um 30° C. herum schwankende Eigentemperatur der Haut (und der in ihr befindlichen Temperaturpunkte): diese bildet für unsere Empfindung die sogenannte „Nullpunkttemperatur“ (Ewald Hering). Kalt nennen

wir jeden Körper, der unseren Kältepunkten Wärme entzieht, warm jeden, der unseren Wärmepunkten Wärme zuführt. Wasser, das die Hauttemperatur hat, wird nicht empfunden, als wäre es nicht vorhanden. Berührt man ein Stück Holz und ein Stück Metall, welche beide die nämliche Temperatur besitzen, so erscheint jenes wärmer als dieses, weil das Metall als guter Wärmeleiter der Haut schneller Wärme entzieht, als das Holz. Unsere Haut ist ein relativer Wärmemesser, aber ein solcher von erheblicher Feinheit. Weber konnte mit den Fingern beim Eintauchen in verschieden temperirtes Wasser noch Unterschiede erkennen, wenn die Temperaturdifferenz $1/_2$—$1/_4{}^0$ C. betrug. Die Feinheit des Temperatursinnes ist an verschiedenen Körperstellen verschieden; sie hängt in erster Linie von der Dicke der Epidermis ab, indem durch diese die Wärme schlechter eindringt, sodann von der Menge der in der Raumeinheit vorhandenen Temperaturpunkte, insofern Hautgegenden, wo Wärme- und Kältepunkte dicht gedrängt stehen, einen ausgebildeten Temperatursinn besitzen. So erklärt es sich auch, dass je grösser die Hautfläche ist, die ein kalter oder warmer Körper berührt, desto feiner die Temperaturempfindung wird. Am empfindlichsten sind die Augenlider, die Lippen, die Zunge, demnächst der Ellbogen. Wärme und Kälte wird nur von der Haut aus empfunden und nicht vom Nervenstamm aus. Taucht man den Ellbogen in sehr heisses oder eiskaltes Wasser, so empfindet man in der Umgebung desselben Wärme und Kälte, aber niemals Wärme und Kälte in der peripheren Ausbreitung des hier dicht unter der Haut liegenden, von der Wärme oder Kälte getroffenen Ulnarisstammes. Ebenso wenig empfindet eine blossgelegte Zahnpulpa Wärme oder Kälte.

Diese Fähigkeit der gesammten Hautoberfläche, Wärme und Kälte zu empfinden, ist von ausserordentlicher Bedeutung für die Oeconomie des Thierkörpers, insofern wir dadurch von übermässiger Wärme und Kälte, welche beide die Existenz des Organismus bedrohen, unter Umständen sogar zu zerstören im Stande sind, Kenntniss erhalten und uns so gegen die Einwirkung derselben zu schützen vermögen.

Gemeingefühle. Ausser den bisher betrachteten Berührungs- und Temperaturgefühlen kommen uns noch eine Reihe anderer Empfindungen zum Bewusstsein, die man zum Unterschied von jenen als Allgemeingefühle bezeichnet. Dazu gehört vor Allem die Schmerzempfindung, ferner das Gefühl des Kitzels, Schauders, Ekels, der Wollust, endlich Hunger und Durst. Der charakteristische Unterschied zwischen diesen Gemeingefühlen und jenen echten Sinnesempfindungen besteht darin, dass wir mittels des Druck- und Temperatursinnes, ebenso wie durch den Gehörs-, Gesichts-, Geruchs- und Geschmackssinn von den Objecten und den Vorgängen der Aussenwelt Kenntniss erhalten und die dadurch hervorgerufenen Empfindungen unmittelbar in die Objecte der Aussenwelt selbst verlegen, während uns durch die Gemeingefühle

einzig und allein Zustände unseres eigenen Körpers zum Bewusstsein gelangen. Während das Druck- und Temperaturgefühl ausschliesslich durch äussere Einwirkung auf die Haut und die an die Haut nächst angrenzenden Schleimhäute zu Stande kommt, sind der Erregung von Gemeingefühlen fast alle Theile unseres Körpers fähig.

Allen Gefühlsnerven (N. trigeminus, glossopharyngeus, vagus, hintere Spinalnervenwurzeln und Sympathicus) ist eine Art von Empfindung gemeinsam, die Schmerzempfindung. Jede physikalische oder chemische Einwirkung kann, wenn sie eine gewisse Grenze übersteigt, eine Schmerzempfindung hervorrufen. In der Regel lässt sich der Schmerz auf starken Zug, Druck, Spannung oder auf eine Aetzung, Entzündung etc. zurückführen; es gibt aber auch einen Wärme- und Kälteschmerz. Die verschiedenen Theile des Körpers haben eine verschiedene Schmerzempfindlichkeit, je nachdem eine grössere oder geringere Zahl Nerven sich darin verbreiten; ausserdem hängt die specifische Empfindlichkeit der Theile von der Dicke der Haut ab.

Nach v. Frey sollen nur eine Art von Empfindung, Schmerzempfindung vermitteln die Hornhaut (mit Ausnahme des Randgebietes) und die Zähne; Schmerz- und Temperaturempfindungen das Auge, Druck- und Temperaturempfindungen die Mundhöhle. An fast allen übrigen Theilen der Körperoberfläche combinieren sich alle 3 Empfindungen für Druck, Temperatur und Schmerz.

Der Schmerz wird um so leichter empfunden, je grösser die angegriffene Oberfläche ist. Man kann daher in Wasser von 50° C. einen Finger eintauchen, ohne Schmerz zu empfinden (vielmehr hat man hier nur eine Temperaturempfindung), während man beim Eintauchen der Hand Schmerz empfindet. Der Wärmeschmerz entsteht erst von ca. 48° C. ab, der Kälteschmerz bereits von ca. 10° C. abwärts. Weber fand auch, dass ein um 25° C. höher als sein Finger temperirtes Wasser mehr geeignet war, Schmerz zu erzeugen, als ein solches, dessen Temperatur 25° C. unter der der Finger lag. Die Schmerzempfindung unterscheidet sich von der Berührungs- und Druckempfindung auch dadurch, dass sie nicht wie diese von der Haut, sondern auch vom Nervenstamm aus hervorgerufen werden kann. Taucht man den Ellbogen in heisses oder eiskaltes Wasser, so hat man nur an der eingetauchten Hautpartie Empfindung von Wärme resp. Kälte, vom Stamm der Ulnaris aus, also in dessen peripherer Ausbreitung empfindet man niemals Wärme oder Kälte, höchstens Schmerz. Endlich unterscheidet sich die Schmerzempfindung auch dadurch von den echten Sinnesempfindungen, dass zwischen Schmerz erregender Einwirkung und Beginn des Schmerzes oft ein über mehrere Secunden ausgedehntes Intervall liegt und auch die Nachdauer des Schmerzes oft ausserordentlich lange anhält. Die sog. Irradiation des Schmerzes, seine Ausbreitung in einem Hof um den direct afficirten Punkt (Zahnweh mit Gesichtsschmerz verbunden u. A.) beruht auf einer Mitempfindung (S. 459). Pathologisch tritt der Schmerz auch in normal wenig empfindlichen Theilen auf; Knochen, Bauchfell, Muskeln können der Sitz sehr heftiger Schmerzen werden. Bei dem Tetanus, der zu Zeiten gewisse Muskeln befällt (Gastrocnemius, Semitendinosus), sowie bei

der Trichinosis treten sehr heftige Schmerzen in den Muskeln auf; hierher gehören auch die überaus heftigen Schmerzen, welche die tetanische Zusammenziehung der glatten Muskelfasern des Darms bei der Colik und des Uterus beim Gebären (Wehen) verursachen.

Mit dem Schmerzgefühl ist nicht selten das Ermüdungsgefühl verbunden; nach heftiger Thätigkeit willkürlicher Muskeln empfinden wir Ermüdung, zuweilen daneben auch Schmerz.

Ueber die übrigen Allgemeingefühle ist wenig Sicheres bekannt. Kitzel-, Schauder- und Wollustgefühl werden vorzugsweise durch die schwächsten Grade mechanischer oder thermischer Hautreize veranlasst, so das Kitzelgefühl bei der leisesten Berührung der Lippengegend oder der Nasenöffnungen, das Schaudergefühl durch leise Berührung der Rückenhaut mit mässig kalten Gegenständen. Häufig entstehen sie als Begleiterscheinungen im Gefolge anderer echter Sinnesempfindungen. So z. B. entsteht bei vielen Personen ein die ganze Körperoberfläche überrieselndes Schaudergefühl in Begleitung hoher schriller Gehörseindrücke (Kratzen eines Messers auf Glas) oder in Begleitung intensiv saurer Geschmacksempfindungen, ebenso das Ekelgefühl in Begleitung fauliger Geschmacks- oder übler Geruchseindrücke; ja bei Manchen vermag schon die Vorstellung solcher Empfindungen Schauder- und Ekelgefühl zu erwecken. Hunger- und Durstgefühl stellen sich ein, wenn seit der Einführung von Speise und Trank eine gewisse Zeit verflossen ist, die bald kleiner, bald grösser ist. Alle diese Erfahrungen machen es wahrscheinlich, dass die Gemeingefühle meist secundäre Folgen der primär ausgelösten echten Sinnesempfindungen sind, hervorgerufen durch eine im Gehirn zu Stande kommende Irradiation der Erregung (S. 459).

Die ersten Hungergefühle treten unter abnormen Sensationen in der Magengegend (Wehegefühl, Kollern und Gurgeln im Leibe) auf und werden schon durch eine gewisse Anfüllung des Magens mit Speisen, ja selbst mit unverdaulichen Stoffen für eine Weile beschwichtigt, es geht demnach das erste Hungergefühl vom Magen aus. Nach kurzer Zeit stellt sich jedoch das allgemeine Hungergefühl ein und wird erst gänzlich verscheucht, wenn eine reichliche Resorption von Nährstoffen stattgefunden; daher bei Duodenalfisteln ungeachtet des gefüllten Magens das Hungergefühl bestehen bleibt. Ueber die Nervenbahnen, welche das Hungergefühl vermitteln, ist nichts Sicheres festgestellt. Aus der Beobachtung von Longet, dass noch nach Durchschneidung der Nn. vagi und glossopharyngei das Hungergefühl fortbesteht, lässt sich einmal schliessen, dass dasselbe centralen Ursprunges sein, vom Gehirn ausgehen kann und dass es von Seiten anderer Nerven als der Magen- und Geschmacksnerven, vielleicht seitens der Geruchs- und Sehnerven angeregt werden kann. Das Durstgefühl geht von der Schleimhaut der Mundhöhle und des Schlundes aus, gibt sich durch Trockenheit und Brennen im Schlunde kund und ist bedingt durch Abnahme des Wassergehaltes der Mund- und Rachenhöhle infolge Austrocknens derselben (längeres Sprechen oder Singen, Einathmen trockner Luft, Kauen trockner Speisen), besonders infolge von reich-

lichem Wasserverlust durch Schwitzen, durch profuse Diarrhöen u. A. Bei Anfeuchtung der Mundhöhle mit Wasser wird das locale Durstgefühl zunächst beschwichtigt, um sehr bald wiederzukehren. Ein solches allgemeines Durstgefühl kann nur durch Ersatz des in Verlust gegangenen Wassers beseitigt werden, am schnellsten nach Dupuytren durch Einspritzen von Wasser in die Venen, langsamer durch Aufnahme von Getränk. Auch das Durstgefühl kann centralen Ursprunges sein, vom Gehirn ausgehen, wie einmal daraus sich ergibt, dass auch nach Durchschneidung der zum Mund und Rachen gehenden Nerven: Trigeminus, Glossopharyngeus, Vagus die Thiere ziemlich ebenso viel trinken als in der Norm, ferner daraus, dass bei gewissen Affectionen des Gehirns Durstgefühl nicht mehr auftritt.

Der Geschmackssinn.

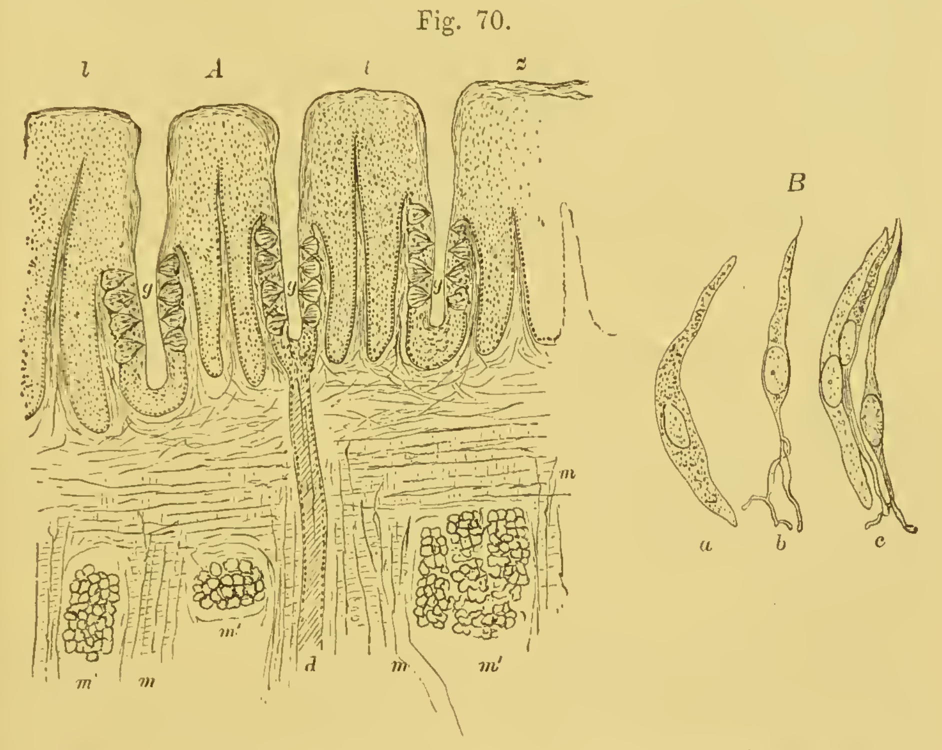
Unsere Kenntnisse von diesem Sinn, den man mit Recht als den chemischen bezeichnet, weisen noch die meisten Lücken auf. Schon die Grenzen seiner Ausbreitung in der Mundhöhle sind ausserordentlich schwer zu bestimmen, weil das Schmecken meist mit anderen Sinnesempfindungen (Geruchs- und Gefühlsempfindungen) innig verknüpft ist; es empfiehlt sich daher bei Versuchen über den Geschmack den Geruchssinn durch Versperren der Nasenlöcher auszuschalten.

Der Zungenrücken, der wichtigste Träger des Geschmackes, ist an seiner Oberfläche mit Papillen besetzt, von denen man drei Arten unterscheidet: papillae fungiformes, foliatae und circumvallatae. Fest steht, dass die Zunge ganz hinten an ihrer Wurzel des feinsten Schmeckens fähig ist; hier treten eine im Halbkreis stehende Reihe von wallförmigen Papillen vom blossen Auge deutlich hervor. An diesen sind in reicher Zahl eigenthümliche Gebilde gefunden worden, die von ihren Entdeckern Lovén als Geschmacksknospen und von Schwalbe als Schmeckbecher bezeichnet worden sind. Bei allen bislang untersuchten Säugethieren findet man an den Pap. vallatae zwischen dem geschichteten Pflasterepithel Schmeckbecher, bei einigen finden sie sich nur in dem durch den Wall geschützten Seitenabhang der Papillen, bei anderen (Mensch, Hund, Kaninchen, Hase, Ratte, Maus) auch an dem Seitenabhang des Ringwalls, beim Menschen und anderen Säugern kommen sie vereinzelt auf der freien Oberfläche der umwallten Papillen vor; beim Menschen und bei den Nagern endlich sind Schmeckbecher auch an den Pap. foliatae anzutreffen.

Beim Kaninchen und Hasen kommt ausser den (nur 2 an Zahl vorhandenen) Papillen an jeder Seite der Zungenwurzel ein eigenthümliches Geschmacksorgan im Form einer von Querfurchen durchzogenen ovalen Erhabenheit vor, die sog. Geschmacksleiste (Fig. 70, A, l). Die kolbenartigen Geschmacksknospen (A, g) münden an der Oberfläche der Seitenwände der Papillen mit einer schmalen Oeffnung, dem Porus; sie bestehen aus zwiebelartig in einander gefügten und wie die Dauben eines Fasses gekrümmten Deckzellen

(B, a) und den dünnen langen Schmeckzellen (B, b), die den von den Deckzellen gebildeten Hohlraum einnehmen (bei c sieht man eine Deckzelle im Zusammenhang mit zwei Schmeckzellen). Der obere Fortsatz der Schmeckzelle trägt eine kurze feine, stäbchen- oder härchenähnliche Spitze, die noch innerhalb des Porus liegt und nur selten daraus hervorragt. Der untere Fortsatz ist dünn und theilt sich wieder in mehrere Aeste; die Fasern des Geschmacksnerven bilden nach Retzius zwischen den Schmeckzellen ein feines Netzwerk mit freien Endigungen. In beiden Geschmacksleisten schätzt Schwalbe die Zahl der Schmeckbecher auf 14—15000, beim Schaf und Schwein auf 9500, beim Rind auf 35000.

Fig. 70.



Geschmacksorgan. A Senkrechter Durchschnitt durch das seitliche Geschmacksorgan der Kaninchenzunge. B Isolirte Deck- und Schmeckzellen.

Solche Schmeckbecher hat man auch in den anderen Papillenformen, indess nur spärlich gefunden; ferner beim Menschen am Zungenrücken bis zur Umschlagsstelle der Schleimhaut gegen den Kehldeckel, am weichen Gaumen, an den Gaumenbögen und an der Uvula.

Der N. glossopharyngeus (S. 471) ist zweifellos der eigentliche Geschmacksnerv für das hinterste Drittel der Zunge von den wallförmigen Papillen ab, während der N. lingualis vom Trigeminus (S. 465) vorherrschend der Gefühlsnerv der Zunge und für die Zungenspitze und die beiden vorderen Drittel der Zunge auch Geschmacksnerv ist; seine Schmeckfasern entstammen gleichfalls dem Glossopharyngeus (S. 467, 471). Im Einklang hiermit steht die interessante Beobachtung von v. Vintschgau und Hönigschmied, dass nach einseitiger Durchschneidung des Glossopharyngeus bei

jungen Kaninchen die Schmeckbecher am Zungengrund auf der operirten Seite schon innerhalb 3 Wochen vollständig schwinden, eine Erfahrung, die, analog der Degeneration des durchschnittenen peripheren Nervenstückes (S. 408), für den Zusammenhang der Geschmacksnerven mit den Schmeckbechern den physiologischen Beweis erbringt. Neuerdings hat Sandmeyer diese Beobachtung bestätigt.

Man unterscheidet im Allgemeinen etwa 5 Qualitäten des Geschmacks: süss, bitter, salzig, sauer und laugenartig. Sauer schmecken diejenigen Verbindungen, welche die Chemie als Säuren bezeichnet; die sog. Alkalien oder Basen haben einen unangenehmen laugen- oder seifenartigen Geschmack. Salzig schmecken eine Reihe von Verbindungen von Säuren mit Alkalien, welche chemisch als Salze bezeichnet werden; doch gibt es Ausnahmen hiervon, so z. B. schmeckt Magnesiumsulfat bitter, neutrales Bleiacetat (Bleizucker) süss. Bitter schmecken in der Regel die Alkaloide, süss die mehratomigen Alcohole mit höherem Kohlenstoffgehalt: $C_3H_5(HO)_2$ Glycol, $C_3H_5(HO)_3$ Glycerin, $C_6H_6(HO)_6$ Traubenzucker, $C_{12}H_{11}(HO)_{11}$ Rohrzucker u. s. w.

Als oberstes Gesetz gilt, dass nur diejenigen Stoffe schmecken, d. h. eine Geschmacksempfindung erzeugen, welche gelöst eingeführt werden oder in der Mundflüssigkeit löslich sind. Nur im gelösten Zustand können sie auf dem Wege der Hydrodiffusion (S. 182) in den capillaren Spalt zwischen den Abhängen der Papillen (Fig. 70, A) und auf die frei in die capillare Flüssigkeitsschicht hineinragenden Stäbchen oder Härchen der Schmeckzellen einwirken. Ungelöste oder colloide Substanzen, wie Eiweiss, Gummi, Stärke sind nicht schmeckbar.

Ausser dem hinteren Theil des Zungenrückens, der Gegend der umwallten Papillen und zugleich dem Hauptsitz des Geschmacks, sind bei vielen Menschen die Zungenränder und Zungenspitze, zuweilen auch die vordere Fläche des Gaumensegels und die Gaumenbögen geschmacksfähig, doch existiren hier viele individuelle Varietäten. Es sind dies diejenigen Stellen, an denen, wie erwähnt, auch Schmeckbecher gefunden worden sind.

Der Geschmack ist von hervorragender Feinheit; verdünnte Schwefelsäure wird noch $^1/_{2000}$, Kochsalz zu $^1/_{425}$, Chinin zu $^1/_{34000}$, Aloë sogar noch zu $^1/_{100000}$ Grm. richtig erkannt.

Im Allgemeinen zeigen die Thiere eine Vorliebe für den süssen und den salzigen Geschmack, letzteres besonders die Herbivoren (S. 287); bitter oder sauer schmeckende Stoffe werden in der Regel verschmäht. Mittels des Geschmackssinnes im Verein mit dem Geruchssinn wählen die Thiere die ihnen zusagenden Futtermittel aus. Erst sehr intensives Hungergefühl veranlasst die Thiere, ihnen sonst nicht schmeckende Futterstoffe zu sich zu nehmen.

Um zu verstehen, wie die einzelnen verschiedenen Geschmacksempfindungen zu Stande kommen, muss man zu der Hypothese greifen, dass für jede Geschmacksqualität eigene Geschmacksfasern vorhanden sind. Unter dieser

Annahme ist auch die Erfahrung von v. Vintschgau begreiflich, der an der Zungenspitze sauer und süss gut, bitter und salzig nur unsicher unterscheiden konnte. Nach Oehrwall und Goldscheider giebt es unter den Papillae fungiformes solche, die höchst wahrscheinlich der Fähigkeit süsser resp. bitterer oder saurer Geschmacksempfindungen gänzlich entbehren. Es würde dies darauf hinweisen, dass die einzelnen Fasergattungen sich nicht überall in gleicher Verbreitung vorfinden.

Sulzer (1752) hat zuerst bei Application von Silber und Kupfer an die Zunge eine eigenthümliche Geschmacksempfindung entdeckt. Volta hat dann die Erscheinung auf den durch die Metalle und den feuchten Leiter hervorgerufenen constanten Strom zurückgeführt. Schickt man durch die Zunge einen constanten Strom, so hat man während der Dauer der Stromschliessung an der Anode einen säuerlichen, an der Kathode einen alkalischen oder bitteren (herben) Geschmack. Beim Oeffnen des Stromes hat man einen Nachgeschmack, wobei nicht selten die Geschmacksempfindung sich umkehrt. Wahrscheinlich beruht der electrische Geschmack auf einer directen Erregung der Geschmacksnerven und hängt, wie Rosenthal gezeigt hat, nicht von dem Schmecken der durch den Strom gebildeten Electrolyte ab.

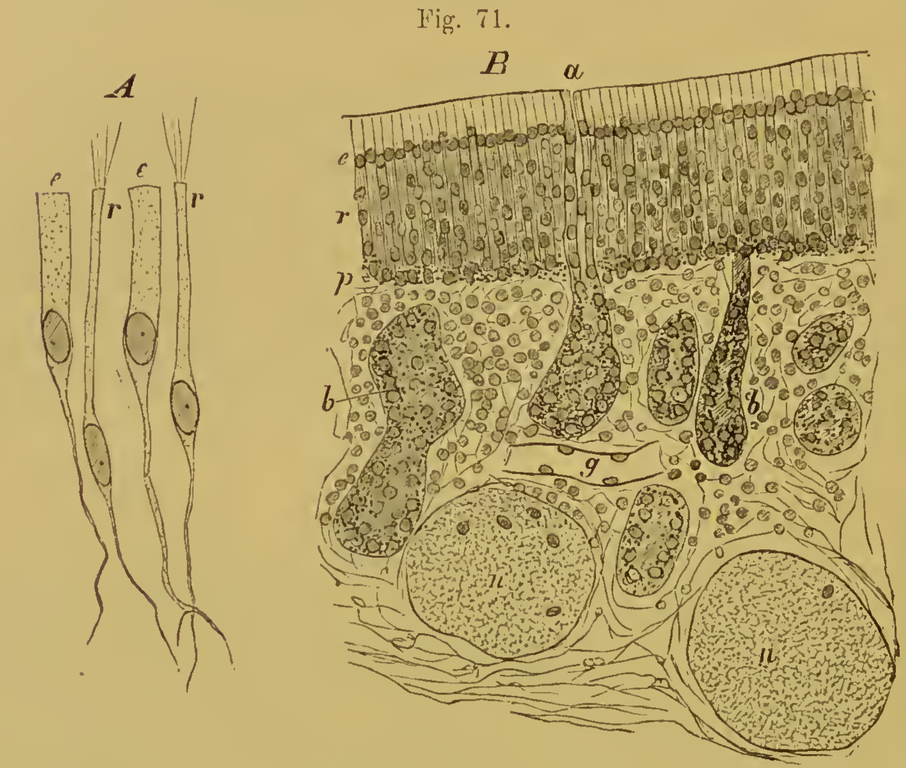
Der Geruchssinn.

Mittels des Geruchs nehmen der Mensch und die Thiere die gasförmigen Effluvien der Körper wahr. Der Mechanismus des Riechens besteht darin, dass mittels eines Luftstroms die riechbaren Theile in die Nasenhöhle eingesogen werden. Dort kommen sie in Berührung mit der Regio olfactoria d. h. demjenigen Theil der Nasenschleimhaut, welcher die obere Partie der Nasenscheidewand, die Schneider'sche (1655) Membran, und die obere und zum Theil die mittlere Nasenmuschel auskleidet. Die Regio olfactoria sieht beim Hund und Kaninchen braun, beim Mensch und den übrigen Säugern mehr gelblich aus. In ihr kommen eigenthümliche Gebilde, die Riechzellen, vor, die als periphere Endorgane des Geruchssinnes anzusehen sind.

Der untere roth gefärbte Theil der Nasenschleimhaut, die Regio respiratoria (in der sich die Nn. nasales ant. und post. vom 2. Ast des Trigeminus verbreiten) vermitteln nur die Gefühlsempfindungen der Nase; er trägt von der vorderen Grenze der knöchernen Nase bis zu den Choanen Flimmerzellen. In der Regio olfactoria (Fig. 71, B) treten an Stelle des Flimmerepithels langgestreckte Cylinderzellen (e), auf, und diese wechseln ab mit spindelförmigen Gebilden (r), welche nur einen kurzen, mit gelbrothem Pigment erfüllten Zellleib nebst Kern (der indess immer tiefer steht, als der der Cylinderzellen e) und zwei Fortsätze zeigen; der obere stäbchenförmige Fortsatz steigt zwischen den Cylinderepithelien empor und endet in gleicher Höhe mit den Cylinderepithelien auf der Oberfläche der Schleimhaut, der untere sehr dünne und varicöse Fortsatz steht mit den myelinfreien Endästen des Riechnerven (n) in Verbindung. Die spindelförmigen Gebilde hat ihr Entdecker M. Schultze die Riechzellen genannt. Solche Riechzellen sind bei Mensch, Hund, Katze,

Pferd, Schaf, Kalb, Kaninchen, sowie bei Fischen gefunden worden. Bei Vögeln, Amphibien, Reptilien sind die Riechzellen (Fig. 71, A, r) mit 4 bis 10 zarten Haaren (Riechhärchen) besetzt, die theils steif und unbeweglich sind, theils eine langsam schwingende Bewegung erkennen lassen, ganz ähnliche Gebilde wie im peripheren Endapparat der Geschmacksnerven (S. 506).

Fig. 71.



Geruchsorgan. A Zellen aus der Regio olfactoria des Frosches. B Senkrechter Durchschnitt der Regio olfactoria des Kaninchens.

In der Regio olfactoria treten auch eigenthümliche schlauchförmige Drüsen auf, die Bowmann'schen Drüsen (B, b), deren rundliche Epithelzellen bräunliches Pigment enthalten; sie öffnen sich mit enger Mündung (a) frei auf die Oberfläche.

Das sog. Jacobsohn'sche Organ in der Nasenhöhle, bei Herbivoren am deutlichsten, bei Carnivoren schwächer entwickelt, hat die physiologische Bedeutung der Regio olfactoria; auch hier finden sich zwischen den Flimmerzellen der Schleimhaut nach Balogh theils Stäbchen-, theils Körnchenzellen, deren untere Fortsätze mit Olfactoriusfasern in Verbindung treten.

Der specifische Nerv für die Geruchsempfindungen ist unzweifelhaft der N. olfactorius, dessen Endausbreitungen an die Riechzellen treten, haben doch Exner und Lustig beobachtet, dass nach Zerstörung der Riechlappen bei Fröschen und Kaninchen die Riechzellen (wie die Epithelzellen, in denen schon Eckhard [1855] die Olfactoriusfasern enden sah) zum Theil durch fettigen Zerfall zu Grunde gehen, zum Theil atrophisch werden d. h. schrumpfen. Das Centrum für den Geruchssinn, die Riechsphäre, soll an der

Basis des Gehirns, in der Rinde des Gyrus hippocampi (Fig. 65, O; S. 452 und 453) bezw. im Ammonshorn liegen. Die in der Nasenschleimhaut sich verbreitenden Trigeminusfasern vermitteln die sog. „stechenden, brennenden, prickelnden" Geruchsqualitäten.

Die riechbaren Stoffe brauchen nicht in Gasform der Nase zugeführt werden, um auf die Riechzellen, die Endapparate des Riechnerven, zu wirken; auch als duftende Flüssigkeiten bewirken sie eine Geruchswahrnehmung, nur darf durch die Flüssigkeit selbst die Riechschleimhaut nicht angegriffen und ihre Oberfläche, die Riechzellen, so verändert werden, dass dadurch die Geruchsperception aufgehoben wird. Als eine vollkommen indifferente Lösung für die Nasenschleimhaut erweist sich nach E. Aronson körperwarme $^3/_4$ proc. Kochsalzlösung, während Wasser die Schleimhaut rasch angreift und die Riechfähigkeit aufhebt. Deshalb müssen die riechbaren Stoffe in jener Kochsalzlösung der Nase zugeführt werden. Der Riechakt ist regelmässig an die Einathmung geknüpft; je mehr Luft wir einziehen, desto intensiver ist der Sinneseindruck. Wir schliessen deshalb den Mund, um alle Luft sammt den riechbaren Stoffen durch die Nase passiren zu lassen. Hält man den Athem an, so hört jede Geruchsempfindung auf, selbst wenn man sich in einer mit starken Gerüchen geschwängerten Atmosphäre befindet. Der mit riechenden Theilchen beladene Exspirationsstrom erzeugt nur eine schwache Geruchsempfindung, weil nach A. Fick die Regio olfactoria durch den Keilbeinkörper, wie durch einen Schirm, geschützt wird. Wollen wir bei schwachen Gerüchen möglichst viel von den riechbaren Theilchen möglichst schnell in die Nase bekommen, so machen wir rasch auf einander folgende kleine Inspirationen bei geschlossenem Munde. Vorzugsweise die Thiere benutzen diese Art des Riechens beim sog. Spüren, Schnüffeln, Schnobbern.

Für den Riechnerven bilden Riechstoffe den adäquaten Reiz; weder durch mechanische, noch durch thermische Reizung gelingt es eine Geruchsempfindung hervorzurufen. Die Einwirkung der riechbaren Stoffe auf die Nervenenden hat man sich als eine chemische vorzustellen. Der Riechnerv ermüdet nach Aronson auf Application eines und desselben Reizes erst nach 3—5 Minuten und bedarf zur völligen Erholung mindestens eine Minute Zeit. Die Gerüche nach Qualitäten zu unterscheiden, ist zur Zeit noch nicht möglich. Man unterscheidet sie im Allgemeinen als angenehme oder Wohlgerüche und unangenehme oder üble Gerüche. Doch existiren auch hier individuelle Unterschiede derart, dass Stoffe, die dem Einen übel riechen, dem Anderen noch nicht als übelriechend erscheinen. Meist sind die widerwärtig riechenden Stoffe, wie Schwefelwasserstoff, Phosphorwasserstoff und andere zumal bei der Fäulniss sich entwickelnden Gase dem Organismus verderblich (S. 93). Das Geruchsorgan ist daher in dieser Hinsicht von nicht zu unterschätzender Bedeutung, indem durch Vermittlung desselben die Thiere befähigt werden, widerwärtig riechende und

ihnen meist schädliche Luftarten zu meiden. Viele Substanzen, wie Aether, manche Alcohole, Chloroform, Benzol, Terpentin, Campher, Moschus, ätherische Oele u. A. lassen sich durch ihren specifischen Geruch schon in kleinen Mengen scharf erkennen.

Nicht zu unterschätzen ist die Bedeutung des Geruchsorgans für die reflectorische Erregung der Secretionen seitens der Verdauungsdrüsen; schon der Geruch einer leckeren Speise regt bei Menschen und Thieren den Appetit an und ruft reichliche Secretion von Speichel und, wie die Beobachtung an Magenfistelhunden lehrt, auch von Magensaft hervor. (Die centripetale Bahn stellt der Olfactorius vor, das Centralorgan: das Gehirn und die Speichelcentren der Med. oblong., die centrifugale Bahn: die zu den Speicheldrüsen gehenden secretorischen Nerven: Chorda tympani [S. 468] und N. Jacobsonii [S. 471]).

Nach Valentin werden noch $^1/_{600}$ Mgrm. Brom, $^1/_{5000}$ Mgrm. Schwefelwasserstoff, $^1/_{20000}$ Mgrm. Rosenöl und eine noch viel geringere Menge von Moschus deutlich als solche gerochen. In noch viel kleineren Mengen erregen nach Fischer und Pentzoldt Chlorphenol und Mercaptan die Geruchswahrnehmung. Wenn auch obigen Zahlen keine absolute Gültigkeit zukommt, so zeigen sie doch, dass eine grosse Feinheit der Geruchsreaction besteht und dass die einzelnen Riechstoffe in verschiedenen, häufig minimalen Mengen erregend wirken. Von geradezu an das Unglaubliche streifender Feinheit ist die Entwicklung des Geruchssinnes bei den Thieren, bei denen dieser Sinn überhaupt eine grosse Rolle spielt, u. A. auch zu ihren Geschlechtsfunctionen in Beziehung steht. Jagdhunde erkennen durch den Geruch die Spur eines Wildes, das sich oft in der Entfernung von einem bis mehreren Kilometern befindet; von der Menge der hier in Betracht kommenden riechbaren Stoffe kann man sich keine greifbare Vorstellung machen.

Ueber das Zustandekommen der verschiedenen Gerüche muss man, ebenso wie beim Geschmack, die Hypothese machen, dass mit den Riechzellen verschiedene Gattungen von Nervenfasern verknüpft sind, von denen die einen durch diese, die anderen durch jene Geruchsqualitäten angesprochen werden und so die verschiedenen Geruchsqualitäten dem Centrum übermitteln. Für die specifischen Energien der Riechnervenfasern oder richtiger der Ganglien der Riechsphäre tritt auch Zwaardemaker ein, der sich neuerdings erfolgreich mit der Physiologie des Geruchs beschäftigt hat.

Der Gehörssinn.

Schall ist der allgemeine Ausdruck für diejenige Bewegung elastischer materieller Theile, welche bis zu unserem Ohr fortgepflanzt in unserer Psyche eine eigenthümliche Empfindung, die Gehörsempfindung hervorruft.

Jeder Körper, der mit genügender Schnelligkeit schwingt, erregt in den ihn umgebenden Medien eine Wellenbewegung, die sog. Schallwellen d. h. abwechselnde Verdünnungen und Verdichtungen der Luft. Zur Schallleitung bedarf es materieller Medien, das Vacuum kann den Schall nicht leiten. Die Geschwindigkeit, mit der die Schallwellen sich verbreiten, die

Schallgeschwindigkeit beträgt in Luft etwa 350 Mtr., ist grösser in Flüssigkeiten, noch grösser in festen Körpern (in Wasser etwa 4 mal, in Eisen und Tannenholz etwa 17 mal so gross als in der Luft). Gehen Schallwellen aus einem Mittel in's andere über, so werden sie z. Th. zurückgeworfen, reflectirt; stossen sie auf ein festes Hinderniss, so werden sie fast vollständig zurückgeworfen, und zwar ist hier der Reflexionswinkel gleich dem Einfallswinkel.

Je stärker die Verdünnungen und Verdichtungen der Luft sind, desto grösser ist die Stärke, die Intensität des Schalls. Bei der Fortpflanzung durch die Luft nimmt die Schallintensität mit dem Quadrat der Entfernung ab, sodass mit Zunahme der Entfernung der Schallquelle um das Doppelte die Schallstärke um das Vierfache abnimmt.

Erfolgen die Schwingungen regelmässig, periodisch und mit einer gewissen Geschwindigkeit, so haben wir die Empfindung des Tons; die Höhe des Tons wächst mit der Anzahl der Schwingungen in der Secunde.

Schallleitung.

Schallleitung durch das äussere Ohr. Das äussere Ohr besteht aus der Ohrmuschel und dem äusseren Gehörgang. Die Ohrmuschel mit dem Gehörgang ist einem sich trichterförmig verengenden Höhrrohr vergleichbar, das den Zweck hat, möglichst viel Schallwellen mittels seiner weiten äusseren Oeffnung aufzufangen. Diese Function der Ohrmuschel tritt da besonders hervor, wo die Ohrmuschel wie z. B. beim Pferd leicht nach allen Richtungen beweglich ist. Offenbar werden um so mehr Schallwellen aufgefangen, je mehr die Ohrmuschel den Schallwellen senkrecht entgegengewendet wird und je vollkommener sie sich der Trichterform nähert. Demnach befinden sich die in einem nur geringen Winkel vom Kopf abstehenden und kaum noch beweglichen Ohrmuscheln des Menschen in für das Auffangen der Schallwellen ungünstigen Bedingungen, und dies um so mehr, als ihre Form sich sehr beträchtlich von der eines Trichters entfernt. In der That hat die Ohrmuschel beim Menschen in dieser Hinsicht nur geringe Bedeutung; man kann sie mit einer teigigen Masse ganz ausfüllen oder sie platt an den Kopf andrücken, ohne dass man deshalb schlecht hört. Doch ist die Muschel nicht ganz ohne Bedeutung, wovon man sich dadurch überzeugen kann, dass man den Ohrtrichter durch Anlegen der Hohlhand vergrössert, wie dies auch Schwerhörige zur Verstärkung des Schalls in der Regel thun. Ferner trägt die Ohrmuschel wesentlich dazu bei, die Richtung der Schallquelle zu unterscheiden und zu erkennen. Am stärksten wird der Schall empfunden, wenn der Gehörgang den Schallwellen in gerader Linie zugewendet ist. Drückt man die Ohrmuschel platt an den Kopf, so kann man, wie Ed. Weber hervorgehoben hat, die Richtung des Schalls, insbesondere in Bezug darauf, ob die Schallquelle vorn oder hinten gelegen ist, viel schlechter als sonst unterscheiden. Auch beurtheilen wir die Richtung des Schalls

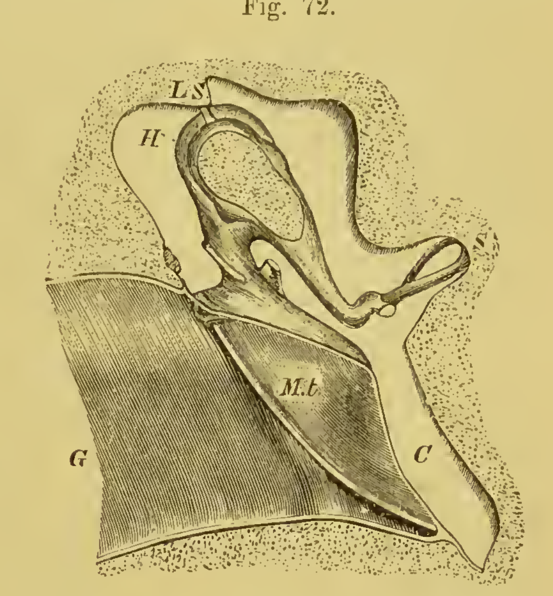
nach demjenigen Ohr, welches den Schall stärker vernimmt. Bei gleich starker Erregung beider Ohren verlegen wir die Schallquelle nach vorn in die Medianebene. Von einer hinter uns gelegenen Schallquelle werden die die Rückseite der Ohrmuschel treffenden Schallwellen zurückgeworfen, ohne in den äusseren Gehörgang zu gelangen, daher erscheint uns der Schall weniger stark, dumpf. Hält man umgekehrt vor dem Ohr beide Hohlhände mit der Vola nach hinten, so erhält man für jede von vorn ertönende Stimme den Eindruck, als käme die Stimme, die tiefer und dumpfer erscheint, von einer hinter dem Ohr gelegenen Schallquelle, mit anderen Worten, als befände sich die sprechende Person hinter uns. Es dämpft die vorgehaltene Hohlhand den Schall ungefähr in der Art, wie wenn er von hinten käme. Endlich dient die Ohrmuschel gewissermaassen als Schutzorgan für das Ohr, insofern in ihren labyrinthartigen Gängen Staub, kleine körperliche Elemente, Insecten etc. abgefangen und vom Eindringen in den äusseren Gehörgang abgelenkt werden können; zu dem nämlichen Zweck dienen wohl auch die am Eingang zum Gehörgang stehenden mehr oder weniger reichlichen Haare. Das äussere Ohr fehlt unter den Säugethieren nur einigen wühlenden Thieren (Maulwurf), sowie den stets oder grösstentheils unter Wasser lebenden Cetaceen (Walthiere).

In dem äusseren Gehörgang, der in seinem Anfangsdrittel aus Knorpel, weiterhin aus Knochen gebildet ist, werden die eintretenden Schallwellen, wie in einem Hörrohr, durch mannigfache Reflexion von den Wänden des gekrümmten, an verschiedenen Stellen verschieden weiten Canals gleichsam condensirt. Der sich zuletzt noch etwas erweiternde Canal ist nach innen durch das Trommelfell abgeschlossen, das von oben und aussen schräg nach unten und innen gestellt ist. Das auf die Innenfläche des Gehörgangs abgesonderte, in den kleinen Ohrschmalzdrüsen bereitete Ohrenschmalz (S. 249) erhält die Wände des Gehörgangs und auch das Trommelfell geschmeidig. Durch die im Gehörgang gleichsam condensirten Schallwellen wird das Trommelfell in Schwingungen versetzt und diese Wellenbewegung mittels der mit dem Trommelfell verbundenen Gehörknöchelchen durch die Paukenhöhle hindurch an das Labyrinth übertragen.

Bau der Paukenhöhle. Das schräg von oben und aussen nach unten und innen gestellte Trommelfell (Membrana tympani, M. t., Fig. 72) bildet keine ebene Fläche, ist vielmehr trichterförmig nach der Paukenhöhle zu eingezogen. Die etwas unter seinem geometrischen Mittelpunkt belegene, am weitesten in die Paukenhöhle hineinragende Spitze des Trichters, heisst Nabel, Umbo. Was dem Trommelfell diese eigenthümliche Form gibt, ist der zwischen die Trommelfelllamellen mit seiner ganzen Länge eingelassene Hammergriff oder Hammerstiel, dessen freies Ende mit der Spitze des Nabels zusammenfällt. Abgesehen davon ist vom Rande nach dem Nabel zu das Trommelfell auf der Innenfläche, d. h. nach der Paukenhöhle (Cavum tympani, C) zu concav ausgebuchtet. Ueber dem oberen Rande des Trommelfells geht der Hammergriff

mittels eines Halses in den dicken Hammerkopf (H) über; den Hals umfasst circulär ein Haftband, von v. Helmholtz das Axenband genannt, welches von einem Knochenpunkt der äusseren Paukenhöhlenwand ausgeht und die Axe bildet, um die der Hammer hin und her schwingen kann. Ausserdem entspringen vom Hammergriff der lange und vom Halse der kurze Fortsatz, welch' letzterer ziemlich senkrecht auf der Ebene des langen Fortsatzes und Hammergriffs steht (und daher auf der Abbildung nicht sichtbar ist). Der Hammerkopf (H) besitzt eine convexe Gelenkfläche zur Verbindung mit einer entsprechenden concaven des zweiten Gehörknöchelchens, des Amboss. Dieser hat im Ganzen die Gestalt eines zweiwurzligen Backzahns, von dessen Wurzeln oder Fortsätzen der kürzere (der in der Abbildung abgeschnitten ist) an der hinteren Paukenhöhlenwand durch Bänder befestigt ist, während der längere (in der Abbildung sichtbare) ein Gelenk trägt zur Verbindung mit dem Köpfchen des letzten Gehörknöchelchens, des Steigbügels oder Stapes (S); dieser besteht aus einem Knochenbogen und einer die freien Enden des Bogens verbindenden ovalen Fussplatte, die in das ovale Fenster eingelassen ist, welches die Paukenhöhle (C) vom Labyrinth abschliesst. Ein Lig. superius (LS) beschränkt die Beweglichkeit der Knöchelchen nach abwärts. — Beim erwachsenen Menschen besitzt das Trommelfell eine Oberfläche von ca. 50 Qu.-Mm.; kleine Thiere besitzen ein relativ grösseres Trommelfell. Das absolut grösste Trommelfell mit ca. 55 Qu.-Mm. Oberfläche findet sich beim Löwen. Dagegen besitzt das ovale Fenster im Labyrinth des Menschen nach Hensen eine Oberfläche von nur 3,8 Qu.-Mm.

Fig. 72.

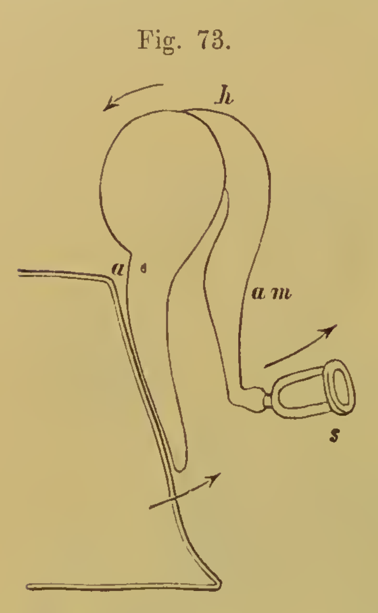


Durchschnitt des Gehörganges (G) und der Paukenhöhle (C) vom Menschen, dicht hinter dem Hammerstiel (Vergr. 4) nach Hensen.

Schallleitung durch die Paukenhöhle. Wird von einer anlangenden Schallwelle das Trommelfell einwärts d. h. nach der Paukenhöhle zu getrieben, wie der Pfeil in Fig. 73 anzeigt, so wird der Hammergriff diese Bewegungen mitmachen. Da aber der Hammer sich um das Axenband dreht (der Drehpunkt ist mit a bezeichnet), so werden die oberhalb des Axenbandes liegenden Theile die entgegengesetzte Bewegung machen, also der Hammerkopf nach aussen (in der Richtung des darüber stehenden Pfeils) schwingen. Die letztere Bewegung wird der mit dem Hammerkopf durch ein Gelenk verbundene Amboss am mitmachen, also auch der Körper des Amboss nach aussen schwingen, während sein langer Fortsatz (der kurze Fortsatz ist an der Paukenhöhlenwand

befestigt) umgekehrt nach innen, also in derselben Richtung wie der Hammerstiel gedreht wird, und diese Bewegung muss auch der mit dem Ambossfortsatz verbundene Steigbügel s mitmachen, dessen Fussplatte in das ovale Fenster eingelassen ist. Das Gelenk zwischen Hammerkopf und Amboss zeigt nach v. Helmholtz die Eigenthümlichkeit eines sog. Sperrgelenks; es greifen nämlich die hervorragenden Ecken der Gelenkfläche des Amboss in entsprechende Vertiefungen der Gelenkfläche des Hammers ein. Es muss also der Hammerkopf bei seinen Bewegungen nach aussen den Amboss mitnehmen. Schwingt nun das Trommelfell zurück oder wird es infolge starken Innendrucks in der Paukenhöhle nach aussen getrieben, so greifen die Sperrzähne nicht ein, es können sich die Gelenkflächen des Hammers und Amboss von einander abheben, und so wird verhütet, dass der nach aussen schwingende Steigbügel aus dem ovalen Fenster herausgerissen wird.

Fig. 73.



Die Mechanik der Gehörknöchelchen, schematisch, nach v. Helmholtz.

Da mit dem Hammerkopf der Amboss und mit dessen längerem Fortsatz der Steigbügel articulirt, der Hammer selbst aber um das Axenband als Axe drehbar ist, kann man das System der Gehörknöchelchen als einen zweiarmigen, ungleicharmigen Hebel (nach Art eines Winkelhebels) betrachten, dessen einen, zugleich längeren Arm der Hammerstiel und dessen anderen Arm der Hammerkopf nebst Anhängen (Amboss und Steigbügel) vorstellt. Nun ist aber die Länge des Hammerstiels bis zum Axenband etwa $1^1/_2$ mal so gross als die des Hammerkopfes, vom Axenband ab gemessen, es wird also der Hammerkopf nur $^2/_3$ der Excursionsgrösse des Hammerstiels und damit auch des Trommelfells machen, dagegen wird die Kraft, mit welcher der Hammerkopf nebst Amboss und Steigbügel seine Bewegungen ausführt, umgekehrt $1^1/_2$ mal so gross sein, als die des Hammerstiels. Da ferner das Trommelfell beim Menschen etwa 13 mal so gross ist, als die Membran des ovalen Fensters (S. 515), sich also die Kraft der Trommelfellschwingung auf eine 13 mal kleinere Membran concentrirt, wird die Excursion des Trommelfells durch die Gehörknöchelchen in eine Bewegung der Membran des ovalen Fensters von geringerer Amplitude, aber von einer $1^1/_2 \times 13$, also fast 20 mal so grossen Kraft umgesetzt. Die Bewegung der das Trommelfell treffenden Luftmoleküle, die Schallwelle, der grosse Amplitude, aber geringe Kraft beizumessen ist, wird somit durch das Hebelwerk der Gehörknöchelchen in eine Bewegung von geringerer Amplitude, aber umgekehrt von um so grösserer Kraft umgesetzt und dadurch möglichst vollständig die Bewegung an die Labyrinthflüssigkeit übertragen.

Bei den Vögeln findet sich statt der Reihe der Gehörknöchelchen ein kleiner stabförmiger Knochen, die Columella.

Geräth das Trommelfell durch die sie treffenden Schallwellen in Mitschwingung? Gespannte Membranen z. B. Saiten zeigen bekanntlich beim Anschlagen einen Ton, den sog. Eigenton, der um so höher, je stärker die Spannung der Membran, und bei gleicher Spannung um so tiefer ist, je grösser die Membran. Lässt man umgekehrt in der Nähe der Saite ihren Eigenton erklingen, so geräth die Seite in Mitschwingung, Resonanz, sie resonirt, wie man sagt, dagegen bleibt sie beim Erklingen anderer Töne in Ruhe; sie beginnt erst zu resoniren, wenn der erklingende Ton sich ihrem Eigenton nähert, ebenso schwingt sie mit, wenn ein Ton erklingt, dessen Schwingungszahl ein Vielfaches ihres Eigentons ist. Danach, sollte man vermuthen, würde das Trommelfell nur mitschwingen, wenn sein Eigenton angesprochen wird, und dann würde dieser Ton von uns ausserordentlich stark, die übrigen Töne mit geringerer oder verschwindender Stärke, also mehr oder weniger undeutlich vernommen werden. Andererseits ist unser Ohr im Stande, wie noch ausführlicher besprochen werden soll (S. 524), Töne von ausserordentlich variirender Höhe (deren Schwingungszahlen zwischen 32 und 4000 Schwingungen in der Secunde auseinandergehen) deutlich zu unterscheiden. Nun hat aber v. Helmholtz nachgewiesen, dass eine trichterförmige elastische Membran, wie das Trommelfell, die Fähigkeit besitzt, eine grosse Reihe von Tönen gleich gut fortzuleiten, besonders wenn sie belastet ist, wie dies beim Trommelfell durch die Gehörknöchelchen der Fall ist. Nach A. Fick verliert jede Membran ihren Eigenton, sobald man einen starren Radius in sie einfügt, wie dies am Trommelfell durch die Einlagerung des Hammergriffs verwirklicht ist. Das Trommelfell kann sich so allen Schwingungsgeschwindigkeiten, einer grossen Reihe von Tönen gleich gut accommodiren. Durch die Belastung mit den Gehörknöchelchen ist auch die Nachschwingung des Trommelfells aufgehoben. Schlägt man eine Trommel an, so schwingt sie in ihrem Eigenton mit allmälig abnehmender Stärke nach, die Trommel tönt, wie man sagt, nach. Ein solches Nachtönen, welches das Hören ausserordentlich erschweren würde, wird durch die Gehörknöchelchen verhütet; diese wirken wie die Dämpfer an einem Clavier, die sich nach jedem Ton an die Saite anlegen.

Zur Dämpfung des Trommelfells steht auch der M. tensor tympani in Beziehung, der von der Paukenhöhlenwand über dem Trommelfell entspringend sich mit einer dünnen langen Sehne an den Hammerstiel ungefähr da ansetzt, wo dieser in den Hammerhals übergeht. Wohl mit Recht nimmt man an, dass seine Aufgabe darin besteht, durch seine Spannung die Schwingungsweite des Trommelfells bei sehr intensiver Erschütterung zu vermindern oder doch wenigstens die in diesem Fall beträchtlichen Nachschwingungen des Trommelfells zu mässigen, also ebenfalls als Dämpfer zu wirken. Nach Hensen erfolgt seine Contraction reflectorisch, durch die Erregungen des Hörnerven im

Hirn ausgelöst. Doch genügt die Dämpfung nicht für alle Fälle; nicht gar zu selten wird durch ausserordentlich starke Erschütterungen (Kanonenschlag) das Trommelfell gesprengt.

Bedeutung der Tuba Eustachii. Von der Paukenhöhle geht von hinten und aussen schief nach vorn, unten und medianwärts ein Canal ab, der in die Rachenhöhle ausmündet und nur in seinem oberen Drittel knöcherne, weiterhin knorplige Wandungen hat, die Tuba Eustachii oder Ohrtrompete. Die wulstige Oeffnung in der Rachenhöhle ist für gewöhnlich geschlossen, öffnet sich aber regelmässig beim Schlucken. Ihre Bedeutung hat schon Valsalva (1705) erkannt und durch einen schönen Versuch erläutert. Hält man Mund und Nasenlöcher zu und macht eine Exspirations- und, ohne die Luft herauszulassen, zugleich eine Schlingbewegung, so empfindet man ein eigenthümliches Sausen in beiden Ohren, ein Knacken der Gehörknöchelchen, dadurch hervorgebracht, dass Luft in die Paukenhöhle hineingepresst wird und das Trommelfell nach aussen drängt (positiver Versuch des Valsalva). Dieser Zustand wird erst durch eine Schlingbewegung aufgehoben, infolge deren die überschüssige Luft der Paukenhöhle wieder nach der Rachenhöhle entweicht. Erzeugt man umgekehrt bei geschlossenem Mund und Nasenlöchern durch eine Inspirationsbewegung einen luftverdünnten Raum im Pharynx und macht nun eine Schlingbewegung, so dringt aus der Paukenhöhle Luft in die Rachenhöhle, infolge dessen wird das Trommelfell und mit ihm die Gehörknöchelchen durch den äusseren Luftdruck in die Paukenhöhle hineingetrieben, es entsteht dadurch wieder ein Knacken der Gehörknöchelchen (negativer Versuch des Valsalva oder Müller'scher Versuch). Beide Male werden, so lange die abnorme Stellung des Trommelfells besteht, die Gehörsempfindungen dumpf und undeutlich. Daraus geht hervor, dass die Tuba die Bedeutung hat, den barometrischen Druck zwischen Paukenhöhlenluft und Rachenhöhlenluft, welch' letztere gleich dem der Atmosphäre ist, sich ausgleichen zu lassen.

Diese Ausgleichung des Drucks zwischen Paukenhöhle und Atmosphäre ist aber deshalb von der grössten Bedeutung, weil bei jeder Verdünnung oder Verdichtung der Luft in der Paukenhöhle das Trommelfell nach innen resp. nach aussen getrieben und während dessen, wie beim Valsalva'schen Versuch, die Gehörsempfindungen geschwächt oder undeutlich werden. Für die ungehinderte Fortpflanzung der Schallwellen vom Trommelfell durch die Paukenhöhle nach dem Labyrinth ist der Druckausgleich zwischen Paukenhöhlen- und Atmosphärenluft geradezu eine Nothwendigkeit. Stände die Tuba dauernd offen, so könnten durch sie hindurch Schallwellen direct in die Paukenhöhle gelangen, wir würden dann unsere eigene Stimme stärker, dröhnend vernehmen. Ferner würden, wenn die Tuba dauernd offen stände, die Schwankungen des Luftdrucks in der Mundrachenhöhle, wie sie

durch das Ein- und Ausathmen gesetzt werden, sich auf die Paukenluft fortsetzen und so eine Auswärts- bezw. Einwärtsbewegung des Trommelfells zur Folge haben, und während dieses abnormen Zustandes würden wir, wie beim Valsalva'schen Versuch, schlecht hören. Die Muskeln, welche bei der Schlingbewegung den weichen Gaumen heben, entspringen z. Th. von Knochenpunkten der Schädelbasis, z. Th. von der Tuba; sie werden daher bei ihrer Contraction die häutige Tuba klaffend machen.

Wäre das Innere der Paukenhöhle vollständig abgeschlossen, so würden dadurch eine Reihe von Nachtheilen gesetzt sein. Durch Gasdiffusion würde aus der Paukenhöhle nach und nach der Sauerstoff verschwinden und dadurch die Spannung der Innenluft geringer werden, oder es würde, wie sonst im Körper, wo eine abgeschlossene Luftansammlung sich findet, mit der Resorption der Luft durch Gasdiffusion Hand in Hand eine compensatorische Ausscheidung von Flüssigkeit, eine seröse Transsudation aus den unter höherem Druck stehenden Blutgefässen erfolgen. Endlich würden die Absonderungen der Schleimhaut mangels eines Abzugsweges sich in der Paukenhöhle ansammeln und sie verstopfen müssen. Alle diese Nachtheile beseitigt die Tuba, indem sie sich bei jeder Schlingbewegung öffnet und dadurch Luft aus der Paukenhöhle austreten resp. atmosphärische Luft aus dem Mundrachenraum in die Paukenhöhle eintreten lässt und zugleich das Schleimhautsecret ableitet. Ist sie verstopft, wie z. B. bei starkem Katarrh der Tuba, der in der Regel aus der Rachenhöhle fortgeleitet ist, so treten Hörstörungen auf; in diesem Fall suchen die Ohrenärzte durch Einführen feiner Sonden in die Tuba vom Ostium pharyngeum aus die Wegsamkeit des Canals wiederherzustellen.

Schallleitung durch die Kopfknochen. Bekanntlich pflanzt sich der Schall durch feste Körper noch besser fort (S. 513), als durch Luft. Schlägt man eine Stimmgabel schwach an, so hört man sie nur schwach. Sobald man sie jedoch auf einen Kopfknochen aufsetzt oder sie mit den Zähnen berührt, hört man ihren Ton intensiver. Nimmt man eine Taschenuhr in den Mund und schliesst denselben, so hört man nicht das Ticken der Uhr; im Augenblick jedoch, wo die Uhr einen Zahn berührt, hört man das Ticken sehr deutlich. In beiden Fällen geschieht die Leitung durch die Kopfknochen. Nach E. H. Weber hört man bei Verstopfung eines äusseren Gehörganges den Klang einer die Zähne berührenden Stimmgabel lauter und dumpfer in dem betreffenden Ohr; man erhält den Eindruck, als befinde sich die Uhr im Ohr. Diese schon von Cardanus (1560) erwähnte Schallleitung, welche nur bei den Knochenfischen eine wichtige Rolle spielt, kommt für den Menschen und die Säugethiere in der Regel nicht in Betracht. Dagegen ist die Leitung durch die Knopfknochen ein sehr werthvolles diagnostisches Zeichen zur Unterscheidung derjenigen Schwerhörigkeit resp. Taubheit, welche von Erkrankung des schallleitenden Apparates (mittleres Ohr) herrührt, von derjenigen, welche auf Erkrankung des Labyrinthes und der nervösen Theile beruht;

nur im ersten Fall wird vermöge der Knochenleitung eine an die Kopfknochen angedrückte Uhr gehört werden.

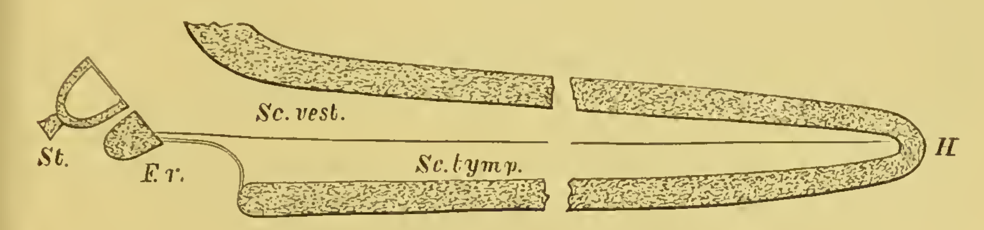
Das normale Ohr nimmt den Ton einer angeschlagenen Stimmgabel länger durch die Luft als durch die Kopfknochen wahr, wie Rinne's Versuch zeigt: Setzt man die angeschlagene Gabel auf den Kopf und wartet, bis der Ton derselben nicht mehr wahrgenommen wird, so hört man den Ton sofort wieder, sobald man die Gabel der Ohröffnung nähert; am deutlichsten ist die Erscheinung bei tiefen Tönen z. B. c. Wird jedoch der Ton längere Zeit vom Warzenfortsatz (Kopfknochen) wahrgenommen, als vor dem Ohre, so handelt es sich vorwiegend um eine Störung des schallleitenden Apparates.

Inneres Ohr. Bei jeder Einwärtsbewegung des Trommelfells treibt der Steigbügel, dessen Fussplatte in die Membran des ovalen Fensters eingelassen ist, diese mit grosser Kraft einwärts (S. 516). Nun bildet das Labyrinth eine ganz geschlossene Knochenkapsel; nur an zwei Stellen hat sie gegen die Paukenhöhle zu einen Membranverschluss, nämlich an dem ovalen Fenster und nicht weit davon entfernt am runden Fenster, der sog. Membrana tympani secundaria. Das häutige Labyrinth, in dem die Endapparate des Hörnerven sich ausbreiten, erfüllt die Höhle des knöchernen Labyrinths nur zum kleinen Theil, der übrige Raum wird von der sog. Perilymphe erfüllt, einer sehr wässrigen Flüssigkeit, die nur 2 pCt. feste Stoffe (Salze, etwas Eiweiss und Schleim) enthält.

Das knöcherne Labyrinth besteht aus den halbzirkelförmigen Canälen und der Schnecke; in den mittleren weiten Raum zwischen beiden, den Vorhof oder das Vestibulum führt das ovale Fenster. Die halbzirkelförmigen Canäle, an denen man einen horizontalen und zwei verticale (einen sagittalen und einen frontalen) unterscheidet, liegen in drei nahezu senkrecht gegen einander gestellten Ebenen; an ihrem Ursprunge zeigen sie je eine flaschenförmige Erweiterung, die Ampulle. Die knöcherne Schnecke besteht aus $2^1/_2$ Windungen; am Ende des Schneckencanals liegt das runde Fenster. Das häutige Labyrinth zerfällt in zwei scharf gesonderte Theile; der eine vordere besteht aus dem häutigen Schneckencanal und dem Sacculus, der andere aus den Bogengängen und dem Utriculus. Die im Vestibulum gelegenen Sacculus und Utriculus communiciren mittels des häutigen Aquaeductus vestibuli, der das Felsenbein durchsetzt. Vom Sacculus geht der Canalis reuniens zum häutigen Schneckencanal. Die Windungen der knöchernen Schnecke werden durch die Lamina spiralis in eine obere, Scala vestibuli, und eine untere Abtheilung, Scala tympani, geschieden. Denkt man sich die Schnecke in eine Ebene abgewickelt und dann der Länge nach senkrecht auf die Lamina spiralis durchschnitten, so erhält man das Bild der Fig. 74 (die Schnecke ist, wie das Abbrechen in der Mitte andeuten soll, in der Länge verkürzt). Durch die mit weiter Mündung beginnende Vorhofstreppe (Sc. vest.) kann man in die Paukentreppe (Sc. tymp.) nur an der Spitze der Schnecke, dem Helicotrema (H), gelangen; im Uebrigen schliesst die Lamina spiralis die Scalen völlig von einander ab und legt sich auch dem Ende der Paukentreppe, am runden Fenster

(F.r.) abschliessend, vor. Die Lamina spiralis zerfällt in einen knöchernen Theil, der von der Axe der Schnecke, dem Modiolus, seinen Ausgang nimmt und in einen häutigen, als Membrana basilaris (Fig. 75, b) bezeichneten, der die Fortsetzung des knöchernen bildet und sich an die Peripherie des knöchernen Schneckencanals ansetzt. Diese Membran bildet die untere Wand des im Querschnitt dreieckigen häutigen Schneckencanals, des Ductus cochlearis.

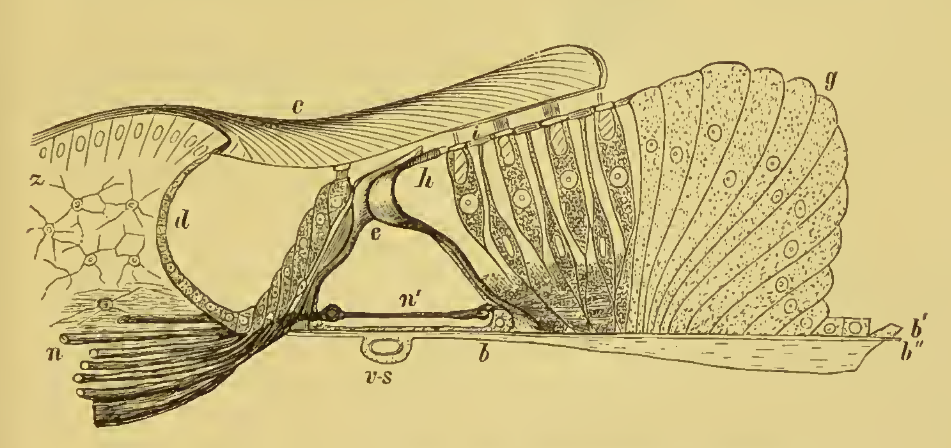
Fig. 74.



Längsschnitt durch die abgewickelte Schnecke.

Die äussere Wand desselben bildet der zu einem Band entwickelte Streifen des Periosts, das Ligam. spirale, das zugleich die Basilarmembran nach aussen befestigt, die obere Wand die sehr feine Reissner'sche Membran. Die der Schneckenaxe zugekehrte Spitze des dreieckigen Querschnittes ist unregelmässig gestaltet; eine schmale knorplige Leiste, der Huschke'sche Zahn (z), springt in's Innere vor, dem Rande der knöchernen Lam. spiralis aufliegend. Von der

Fig. 75.



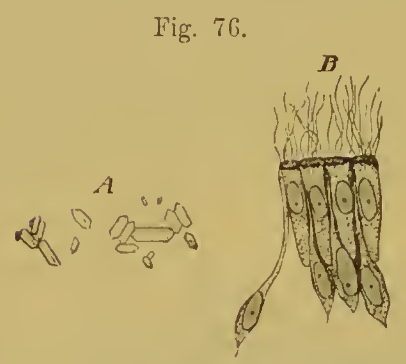
Durchschnitt durch den Nervenendapparat der Schnecke. Nach Hensen.

Wurzel des Canals an wächst die etwa 3—5 Ctm. lange Basilarmembran nach oben hin schnell in die Breite, sodass sie oben fast 12mal so breit ist, als unten. Sie besteht aus drei Lagen: dem häutigen Schneckencanal zugekehrt eine Basalmembran (b'), darunter liegt bei Säugern und Vögeln eine einfache Lage drehrunder Fasern oder Saiten (b''), welche ohne Theilung jede für sich nach dem Lig. spirale hin verlaufen und in eine glashelle Schicht eingebettet sind. Auf dieser Basilarmembran ruht der Nervenendapparat auf; er wird durch zwei relativ starre Pfeiler getragen, den äusseren und inneren Pfeiler, die oben gelenkig mit einander verbunden die Corti'schen Bögen (e), im Ganzen

3—4000 an Zahl, bilden. Dem oberen Verbindungsstücke der Bögen schliesst sich eine gefensterte Platte an, der aussen die Stützzellen (g) anliegen. Zwischen den Bögen und den Stützzellen sieht man 3—4 cylindrische Zellen (h), die auf ihrer Oberfläche eine Reihe kurzer Stäbchen oder Härchen tragen, die sog. Corti'schen Zellen, die sich nach unten zu einem varicösen Faden verschmächtigen. Die Stücke der gefensterten Membran hängen mit, zwischen den Corti'schen Zellen gelegenen langgestreckten, dünnen, nur in der Mitte sich verbreiternden Zellen, den sog. Deiters'schen Haarzellen (i) zusammen. Ueber dem ganzen Apparat ruht, getragen von den Stäbchen der Corti'schen Zellen, die Corti'sche Membran, Membrana tectoria (c); dies auf den Huschke'schen Zähnen (z) befestigte Cuticulargebilde ragt frei in den Schneckencanal hinein. Nervenfasern (n) von dem sehr starken Zweig des Hörnerven, dem N. cochleae, treten durch regelmässig gestellte Spalten der knöchernen Lam. spiral. ein; sie bilden Plexus, verlieren dann ihr Myelin (n′). Ihr Zusammenhang mit den Stäbchenzellen darf als sicher gelten.

Das häutige Labyrinth ist mit einer dünnen Flüssigkeit erfüllt, der Endolymphe, die neben Salzen nur wenig Schleim enthalten soll. Im Vorhof finden sich die Otolithen, die Hörsteinchen (Fig. 76, A), welche überwiegend aus octaëdrischen Krystallen oder sechsseitigen Tafeln von kohlensaurem Kalk bestehen, die von einem zarten Häutchen (Schleim?) umschlossen sind. An den Lagerungsstellen der Otolithen im Utriculus und Sacculus trägt jede Epithelzelle der häutigen Wandung ein feines kurzes Härchen; der Otolith wird von diesen Härchen getragen, sodass er, von ihnen gehalten, in der Endolymphe schwebt; zu diesen Haarzellen treten ebenfalls feine myelinfreie Nervenfasern. In den halbzirkelförmigen Canälen sind Nervenendigungen nur nachgewiesen für die Ampullen, deren häutige Wand eine hervorragende Leiste (crista acustica) bildet; hier sind die Epithelzellen verdickt und tragen auf ihrer Oberfläche je ein mit verdickter Basis entspringendes feines langes starres Haar, nicht selten mehrere Haare, die sog. Hörhaare; sie heissen deshalb auch Haarzellen (Fig. 76, B). In dem unter dem Epithel gelegenen Bindegewebe verbreitet sich ein starker Zweig des Hörnerven, der N. vestibuli, dessen feinste Endästchen höchst wahrscheinlich mit den Haarzellen in Verbindung treten.

Fig. 76.



A Otolithen vom Pferd. B Epithel der Crista acustica mit Hörhaaren vom Kaninchen.

Schallleitung durch das innere Ohr. Bei jeder Schwingung des Trommelfelles stösst, wie oben entwickelt (S. 516), die Fussplatte des Steigbügels mit grosser Kraft gegen die Perilymphe. Da nun in der Perilymphe die Dimensionen der ganzen Masse verschwindend klein gegen die Länge der Schallwellen sind und die Wände des umschliessenden Felsenbeins beim Mensch, den Säugern und den Vögeln diesen geringen Druckkräften gegenüber als absolut fest anzusehen sind, so geschieht aus denselben Gründen,

die bei den Gehörknöchelchen zur Sprache kamen, die Ausbreitung des Stosses so gut wie augenblicklich. Als incompressible und der Schallschwingungen unfähige Flüssigkeit wird die Perilymphe von der Steigbügelplatte fortgeschoben werden, sobald in dem Labyrinth ein Platz zum Ausweichen vorhanden ist. Solche Orte sind einmal der Aquaeductus vestibuli; indem hier Flüssigkeit eintritt, wird sie an den Otolithen vorbeistreichen und die Säcke in Bewegung bringen; dabei werden nach v. Helmholtz wohl Wirbelbewegungen in den halbzirkelförmigen Canälen entstehen. Ferner wird der Perilymphe durch den Aquaeductus cochleae, einen engen Gang in der Paukentreppe dicht vor dem runden Fenster (Fig. 74, F. r.; S. 521), ein Ausgang offen gehalten; dieser Gang mündet neben der Fossa jugularis und communicirt hier mit dem zwischen Dura und Pia gelegenen, mit Cerebrospinalflüssigkeit erfüllten Raum. Es wird also jeder Druck im Labyrinth sich gegen die Cerebrospinalflüssigkeit allmälig ausgleichen. Endlich kann die Lymphe gegen die Paukenhöhle zu durch Ausbuchtung des runden Fensters ausweichen. Dass ein erheblicher Theil des Stosses sich auf letzterem Wege ausgleicht, ist nach Mach's Untersuchungen zweifellos. Es bildet also das runde Fenster dem ovalen gegenüber gewissermassen eine Gegenöffnung. Die vom ovalen Fenster ausgehende Wasserwelle muss, vom Vorhof in die Schnecke eintretend, in dieser, da der Vorhof von der Paukentreppe durch die Spirallamelle getrennt ist, die Vorhofstreppe entlang bis zur Spitze, dem Helicotrema, fortlaufen; auf diesem Wege erschüttert sie die häutigen Membranen des Ductus cochlearis und damit die darin gelegenen Endapparate des Schneckennerven und setzt sich dann durch die Paukentreppe fort, die Perilymphe gegen das runde Fenster drängend.

Gehörsempfindungen und -Wahrnehmungen.

Bekanntlich rufen regelmässige periodische Schwingungen eines elastischen Körpers von einer gewissen Geschwindigkeit, durch Schallleitung unserem Ohr zugeführt, die Empfindung eines Tons hervor, unregelmässige aperiodische Schwingungen die Empfindung eines Geräusches. An dem Ton unterscheiden wir die Stärke oder Intensität, die um so grösser ist, je stärker die Ausbiegungen, die Schwingungsamplitude der Schallwellen ist, und die Tonhöhe, die um so grösser ist, je grösser die Anzahl der Schwingungen in der Zeiteinheit.

Töne, deren Schwingungszahl im Verhältniss von 1 : 2 steht, nennt man Octaven, und zwar diese die höhere, jene die tiefere Octave. Solche Octaven machen auf unser Ohr den Eindruck grosser Aehnlichkeit, weil der zweite Ton im ersten schon unmittelbar enthalten ist bezw. ausserordentlich leicht aus ihm entstehen kann; es braucht nur die Saite, die den Ton gibt, statt in der ganzen, in der halben Länge zu schwingen (ein Vorgang, der bei den Obertönen in Betracht kommt), dann hören wir die nächst höhere Octave. Man unterscheidet

in der Musik 7 Octaven, deren Schwingungszahlen sich wie 1:2:4:8:16:32:64 verhalten; man bezeichnet sie in derselben Reihenfolge als Contraoctave (C,), grosse Octave (C), ungestrichene Octave (c), ein- (c,), zwei- (c,,), drei- (c,,,) und viergestrichene Octave (c,,,,). Das Verhältniss der Schwingungszahlen zweier Töne bezeichnet man als ihr Intervall. Innerhalb jeder Octave werden durch die Tonleiter noch 7 Töne unterschieden, nämlich:

	Grundton		Sekund		Terz		Quart		Quint		Sext		Septime		Octave
	C	:	D	:	E	:	F	:	G	:	A	:	H	:	C,
deren Schwingungszahl sich verhält wie	1	:	$^9/_8$	:	$^5/_4$	:	$^4/_3$	:	$^3/_2$	:	$^5/_3$	:	$^{15}/_8$	:	2,
oder wie	8	:	9	:	10	:	$10^2/_3$	:	12	:	$13^1/_3$	:	15	:	16.

Der tiefste wahrnehmbare Ton musikalischen Charakters ist nach v. Helmholtz ein solcher von 32 Schwingungen in der Secunde (C), der höchste in der Musik gebräuchliche (h,,,,) von 3960 Schwingungen. Savart und Despretz wollen noch Töne von 24000 bis 38000 Schwingungen, Preyer sogar solche von 40960 Schwingungen (das achtgestrichene E) unterscheiden können. Um zu begreifen, wie unser Ohr eine so grosse Reihe von Tönen (zwischen 32 und 3960 Schwingungen in der Secunde) wahrzunehmen vermag, müssen wir zu den schon besprochenen anatomischen Einrichtungen des im häutigen Schneckencanal gelegenen Corti'schen Organs zurückkehren.

Theorie der Tonempfindungen. Hensen hat zuerst darauf aufmerksam gemacht, dass die Membrana basilaris (Fig. 75, b, S. 521) der abgestimmte Theil sein dürfte, da ihr eigenthümlicher Bau und ihre continuirliche Verbreiterung vom Anfang bis zum Ende des Schneckencanals die Annahme nahe legt, dass die einzelnen, den Saiten entsprechenden drehrunden Fasern der Basilarmembran eine von den hohen bis zu den tiefen Tönen hinunter continuirlich fortgehende Abstimmung hätten. Nach v. Helmholtz wäre der Nervenendapparat der Schnecke, das Corti'sche Organ, der Claviatur eines Claviers zu vergleichen; und zwar sei die Basilarmembran als eine Aneinanderreihung gespannter Saiten zu betrachten, deren jeder einzelnen ein bestimmter Eigenton zukommt und von denen einzelne unabhängig vom Ganzen in Mitschwingungen versetzt werden, wenn ihr Eigenton angeschlagen wird. Die Corti'schen Bögen nehmen von der Basis der Schnecke bis zur Spitze an Höhe ab und an Breite zu, ebenso verbreitert sich die Basilarmembran von unten nach oben. Man stellt sich nun vor, dass die auf der Basilarmembran aufstehenden Corti'schen Bögen einen Einfluss auf die Eigenschwingung der Membran haben, dass sie durch Form, Grösse und Spannweite ihrer Bögen den Eigenton verändern, den Schwingungen einen Widerstand entgegensetzen, also als Dämpfer wirken. Es schwingt nach dieser Vorstellung auf einen bestimmten Ton niemals die ganze Basilarmembran, sondern immer nur ein bestimmter Abschnitt derselben mit, und dadurch wird es verständlich,

dass unser Ohr die Fähigkeit besitzt, eine so grosse Reihe von Tönen zu unterscheiden. Da die drehrunden Fasern der Basilarmembran von der Basis bis zur Spitze der Schnecke an Länge zunehmen und ceteris paribus (d. h. bei gleicher Dicke und Spannung) die Tonhöhen zweier Seiten sich umgekehrt wie deren Längen zu einander verhalten, so waren die hohen Töne in den unteren, die tiefen in den dem Helicotrema näheren, oberen Theil des Schneckencanals zu verlegen; und diese Hypothese ist von B. Baginsky experimentell bestätigt worden. Wenn nun aber die Basilarmembran oder bestimmte Abschnitte derselben in Mitschwingungen gerathen, so würden die aufsitzenden Theile, die Stäbchen- und Härchenzellen, auf- und abwärts bewegt werden, die an den Huschke'schen Zähnen haftende Deckmembran (Fig. 75, c) würde dagegen, insofern sie nach Hensen's Darstellung den Stäbchen der Corti'schen Zellen aufruht, je nachdem von den Stäbchen in die Höhe getrieben oder losgelassen werden. Indem nun die mit Stäbchen versehenen Corti'schen Zellen (h) gegen die starre Substanz der Deckmembran anstossen, werden die Zellen und dadurch die mit jeder einzelnen dieser Zellen in Verbindung stehende Faser des Hörnerven mechanisch erschüttert.

Die Anzahl der Corti'schen Zellen und Bögen entspricht etwa der Zahl der Töne, die wir zu unterscheiden vermögen. An jede Stäbchenzelle, also an jeden mitschwingenden Apparat tritt eine Faser des Hörnerven heran. Beim Erklingen eines bestimmten Tons wird daher niemals der ganze Hörnerv in Erregung versetzt, sondern nur eine Anzahl von Fasern, die zu den in Erschütterung versetzten Stäbchenzellen gehen. Das Hören verschiedener Töne besteht also in nichts Anderem als in einer Erregung verschiedener Fasern des Hörnerven. Die Vermittlung verschiedener Tonempfindungen durch verschiedene Nervenfasern ist analog dem, was für den Geschmack und Geruch postulirt worden ist und was wir bei den Farbenempfindungen noch kennen lernen werden. Die Erregung dieser Hörnervenfasern hat eben so wenig wie die anderer Sinnesnerven etwas Specifisches. So kann auch durch Druck oder Zerrung des Hörnerven, durch galvanische Reizung des Hörnerven (Anbringen der Kathode in den Gehörgang) während der Dauer des Stromes eine Tonempfindung hervorgerufen werden. Auch der Vorgang der Leitung im Nervenstamm ist durchaus der nämliche, wie bei allen anderen Nerven; er erfolgt nach dem Gesetz der isolirten Leitung (S. 402) ausschliesslich in der der Bahn der erregten Nervenfasern bis hinauf nach dem Centrum. Vielmehr ist es die Verbindung des Acusticus mit dem Centrum im Gehirn, wodurch die Nervenerregung in eine Gehörsempfindung umgesetzt wird. Dies Hörcentrum oder die sog. Hörsphäre, liegt beim Hunde, Affen und Menschen in der Rinde des Schläfenlappens (S. 452). Wird die Rinde beider Schläfenlappen (Fig. 65, B) exstirpirt, so benimmt sich der Hund wie ein tauber („rindentaub"). Rein centrale Erregung dieses Hörcentrums, wie sie nicht selten

im Traum oder im Fieberzustand oder bei Hirnkrankheiten statthat, ohne dass ein Schall von aussen einwirkt, führt gleichfalls zu subjectiven Gehörsempfindungen, sog. Gehörshallucinationen, die bei krankhafter Reizbarkeit des Gehirns z. B. bei Geisteskranken häufig auch im wachen Zustand sich einstellen.

Gehör der Thiere. Aus der Uebereinstimmung im Bau des Gehörorgans sämmtlicher Säugethiere — nur das äussere Ohr zeigt eine sehr verschiedene Ausbildung (S. 513) — lässt sich folgern, dass auch die Thiere, gleichwie der Mensch, mannigfache Gehörseindrücke erhalten und dass diese ihnen zum Bewusstsein, zur Wahrnehmung gelangen. Das Spitzen der Ohren und das Benehmen der Thiere, sobald nur das leiseste Geräusch erfolgt, deutet darauf hin, dass sie auch die Richtung und Entfernung der Schallquelle zu beurtheilen mögen. Pferde besitzen meist ein sehr feines Gehör, das leiseste Geräusch weckt sie aus dem Schlaf; bei Hunden ist die Hörschärfe individuell verschieden. Im Allgemeinen scheint es, als ob Pflanzenfresser ein feineres Gehör besitzen als Fleischfresser.

Klangfarbe. Es ist bekannt, dass der Ton verschiedener Instrumente (z. B. Violine und Clarinette) uud der menschlichen Stimme bei gleicher Tonhöhe und Stärke sich für unser Ohr in sehr eigenthümlicher Weise durch die Klangfarbe, das Timbre unterscheidet. Diese Eigenthümlichkeit besteht nach v. Helmholtz darin (S. 386), dass mit jedem Ton der Instrumente und unserer Stimme, dem sog. Grundton immer eine wechselnde Zahl von bestimmten höheren Tönen, sog. Obertönen oder Partialtönen mitklingen, deren Schwingungzahl zu der des Grundtons in dem einfachen Verhältniss der Zahlenreihe steht.

Eine an ihren beiden Enden ausgespannte Saite geräth beim Anschlagen in ihrer ganzen Länge in Schwingungen, dadurch entsteht ein Ton von einer gewissen Höhe und Stärke, der sog. Grundton. Ausserdem theilt sich die Saite in zwei Hälften, von denen jede für sich schwingt, also in der Zeiteinheit die doppelte Anzahl von Schwingungen macht; dadurch entsteht die Octave des Grundtons oder der erste Oberton. Theilt sich die Saite in 3 Theile, deren jede ihre Schwingungen für sich ausführt, also in der gleichen Zeit dreimal so viel Schwingungen ausführt, als die ganze Saite, so entsteht der zweite Oberton u. s. f. Indem die Theilung der Saite in 4, 5, 6 u. s. w. Theile fortschreitet und jeder dieser Theile seine eigenen Schwingungen ausführt, entstehen eine ganze Reihe von Obertönen. Dass eine gespannte Saite ausser in ihrer ganzen Länge auch noch in Theilen ihrer Länge schwingt, davon kann man sich am Monochord durch passend aufgesetzte leichte Gegenstände (Papierschnitzel, sog. Reiterchen) überzeugen. Die Stärke dieser Obertöne nimmt von den tiefsten zu den höchsten ab, so dass bei letzteren der Grundton vorwiegt; diese Obertöne geben dem Grundton einen eigenthümlichen Charakter, die Klangfarbe. Je geübter das Ohr des Beobachters ist, um so höhere Obertöne vermag es zu unterscheiden. Mittels der Resonatoren kann indess auch das ungeübte Ohr diese Partialtöne auffassen (S. 392).

Klangempfindung. Ebenso wie die Töne der musikalischen Instrumente nicht einfache Töne, sondern vielmehr zusammengesetzte Töne, Klänge sind, ist, wie v. Helmholtz durch die künstliche Synthese der Vocale bewiesen (S. 393), die charakteristische Klangfarbe der menschlichen Stimme durch die wechselnde Zahl und Stärke der Obertöne bedingt, welche neben dem Grundton mitklingen. So sind z. B. die dumpfen Vocale U und O nicht so reich an Obertönen als die helleren Vocale A, E und I. Die Combination eines Grundtons und eines zu ihm passenden Obertons kann nun in der Weise stattfinden, dass beide zu gleicher Zeit anheben, sodass für je zwei Schwingungen des Obertons die Anfänge seiner Wellenberge und derer des Grundtons genau zusammenfallen, oder aber es können die Wellenberge und die Wellenthäler des Obertons so gegen die des Grundtons verschoben sein, dass der Wellenberg des Obertons immer um ein Stück später anfängt, als der des Grundtons, dass also zwischen Grundton und Oberton ein Phasendifferenz besteht. Wie v. Helmholtz nun gezeigt hat, bleibt auch bei einer solchen Verschiebung des Obertons gegen den Grundton, also bei einer Phasendifferenz beider nichts desto weniger der Klang beider Töne ein und derselbe. Aus dieser wichtigen Erfahrung ergibt sich, dass das Ohr die verschiedene Gestalt der Schallwellen in ihre einfachen Bestandtheile zerlegt oder, wie dies schon vor ihm Ohm abgeleitet hat, das Ohr beim Hören eine jede zusammengesetzte periodische Schwingung in einfach pendelartige Schwingungen zerlegt. Die Empfindung des Klanges besteht also darin, dass zu der Erregung einer bestimmten Nervenfaser, die durch den Grundton erzeugt wird, mehr oder weniger eine schwächere Erregung anderer Fasern des zur häutigen Schnecke tretenden Hörnervenastes hinzutritt, deren Enden durch die neben dem Grundton erklingenden Obertöne erregt werden. Jede Nervenfaser sendet nun ihre Erregung isolirt zu der Hörsphäre der Hirnrinde, und hier, wo die Umsetzung der Erregungen in Tonempfindungen erfolgt, werden die einzelnen Empfindungen zu einer gemeinsamen, zu der Wahrnehmung des Klanges wiedervereinigt.

Aus der Lehre von den Partialtönen hat v. Helmholtz eine weitere Eigenschaft der Klänge abzuleiten versucht. Jedermann weiss, dass es gewisse Zusammenklänge gibt, die für unsere Gehörsempfindung angenehm sind, sog. Consonanzen, während es andere gibt, welche uns mehr oder weniger unangenehm, manchmal sogar unerträglich sind: Dissonanzen. Werden zwei nahezu consonirende Töne zugleich angeschlagen, so hört man keinen ganz gleichmässigen Abfluss des Tones; es treten sog. „Schwebungen“ des Tons auf, Stösse, hervorgebracht durch Interferenz der Schallwellen, die entsteht, wenn Wellenberge der einen Schallwelle abwechselnd mit Wellenbergen und mit Wellenthälern der anderen zusammenfallen. Diese Schwebungen werden bei einer Dissonanz immer seltener; ist ihre Zahl geringer als 30—40 in der Secunde, so werden sie nicht mehr als Töne empfunden, sondern die Stösse

erzeugen den Eindruck eines Geräusches. Dieses Geräusch mischt sich in den gleichzeitig erklingenden Ton und macht diesen dissonirend. Die Obertöne consonirender Töne erzeugen keine schwebenden Töne, wohl aber die Dissonanzen. Man gelangt so zu der Ueberzeugung, dass sich die Dissonanzen von den Consonanzen durch eine gewisse Ungleichmässigkeit in dem Abfluss der Sinnesempfindung unterscheiden. In der Musik handelt es sich häufig um das Zusammenklingen mehrerer Töne mit einander, den Accord. Auch hier kommt es wesentlich darauf an, dass die Töne mit einander keine Schwebungen erzeugen; wenn je zwei Töne mit einander consonant sind, so ist auch der Accord aller zusammen ein consonanter; so ist der bekannte Dreiklang C E G ein wohlklingender Accord. Es gibt Töne, die ausserordentlich arm an Obertönen sind und daher in der Musik nur zu einer beschränkten Anwendung kommen, z. B. die Flötentöne; sie haben deshalb eine geringere Ergiebigkeit im Vergleich mit den Tönen der Zungenpfeifen, in denen eine grosse Menge von Obertönen enthalten sind, welche das angenehme Gefühl der Harmonie erzeugen.

Bedeutung der Ampullen und Bogengänge. Die durch den Steigbügelstoss erregte Wellenbewegung der Perilymphe erschüttert mechanisch die steifen langen Haare der Epithelzellen der Ampullen (S. 522) und versetzt dadurch die mit den Epithelien zusammenhängenden Nervenendigungen in Erregung. Noch stärker wird die Erregung ausfallen, wenn die von den Haarzellen getragenen Otolithen des Vestibulum (S. 522) durch die Wasserwellen in Schwingungen gerathen. Hier haben wir es offenbar nicht mit abgestimmten Theilen, wie in der Basilarmembran des häutigen Schneckencanals zu thun.

In den häutigen Bogengängen finden sich, von den Ampullen abgesehen, keine Endigungen des Hörnerven; es haben auch die Bogengänge mit dem Hören an sich nichts zu thun.

Dagegen treten nach der Entdeckung von Flourens (1828), die seitdem vielfach bestätigt worden ist, nach Verletzung der Bogengänge eigenthümliche schüttelnde drehende und pendelnde Kopfbewegungen auf. Zerstört man Tauben die Bogengänge beiderseits, so tragen sie nach Goltz einige Zeit danach den Kopf verdreht und zwar Anfangs nur schief, unter Umständen aber so, dass der Schnabel vertical nach oben gerichtet ist, daneben zeigen sie Zwangsbewegungen (Reitbahngang nach der einen oder anderen Seite). Aehnliche Erscheinungen von Zwangsbewegungen (Verdrehungen der Augen, Wälzen um die Längsaxe) beobachtet man bei Kaninchen und Fröschen. Die zuerst heftig bekämpfte Anschauung von Goltz, dass die Bogengänge zum sog. statischen oder Gleichgewichtssinn in Beziehung stehen und dass diese Gleichgewichtsempfindungen durch die drei Dimensionen (horizontal, frontal, sagittal), in denen die Bogengänge liegen, vermittelt werden, erfreut sich zahlreicher Anhänger. Nach neueren Erfahrungen sind die Bogengänge die Perceptionsorgane für die Drehungen des Kopfes und des Körpers. Mach und Breuer sahen bei mechanischer, thermischer oder electrischer Reizung der einzelnen Canäle eine Reactionsbewegung des Kopfes in der Ebene des gereizten Canals erfolgen. Bei Tauben, deren Bogengänge eröffnet waren, sah R. Ewald, so-

bald er eine fein ausgezogene Glascapillare in einen häutigen Canal einsetzte und somit die Endolymphe ansog d. h. eine Strömung in letzterer erregte, eine zuckende Kopfdrehung um eine zur Ebene dieses Bogenganges senkrechte Axe. Diese gesetzmässige Beziehung der räumlichen Anordnung der Bogengänge zur Richtung der Kopfdrehung bei experimentell erzeugter Bewegung ihrer Endolymphe macht die Beziehung der Bogengänge und ihrer Ampullarnerven zur coordinirten Muskelinnervation im Interesse der Erhaltung des Gleichgewichtes wahrscheinlich.

Der Gesichtssinn.

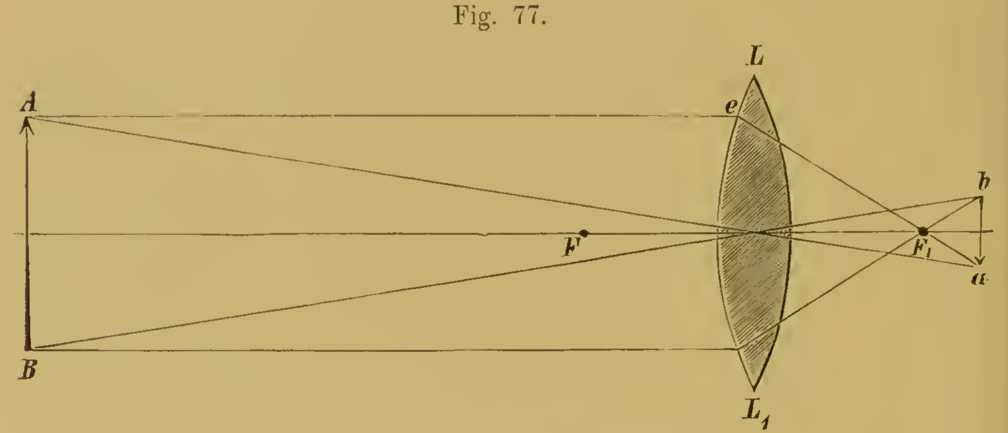
Licht ist der allgemeine Ausdruck für diejenige Bewegung des den ganzen Weltraum erfüllenden unwägbaren elastischen Stoffes, des sog. Aether, welche in das Auge der Thiere gelangend in deren Gehirn eine specifische Empfindung, die Lichtempfindung hervorruft.

Das Licht wird durch transverselle Schwingungen des Aethers von ausserordentlicher Schnelligkeit erzeugt. Die Lichtwellen pflanzen sich mit ungeheurer Geschwindigkeit und (im Gegensatz zu den Schallwellen) auch durch das Vacuum fort, sie durcheilen in der Secunde etwa 42000 geographische Meilen. Die Lichtstärke nimmt ebenso wie die Schallstärke im umgekehrten Verhältniss des Quadrats der Entfernung ab, d. h. in der doppelten Entfernung ist sie 4mal, in der dreifachen 9mal geringer u. s. f. Man unterscheidet die Körper in selbstleuchtende, wie die Sonne und die Fixsterne, und in nichtleuchtende, also solche, welche selbst keine Lichtquelle vorstellen, denen vielmehr das Licht zugeleitet worden ist. Die leuchtenden Körper kann man sich zusammengesetzt denken aus einer unendlichen Zahl leuchtender Punkte, und von jedem dieser leuchtenden Punkte pflanzt sich das Licht in Bahnen fort, die gradlinig bis in's Unendliche fortschreiten, die Lichtstrahlen. Treffen diese auf feste Körper, so sind drei Fälle möglich: entweder die Lichtstrahlen werden von dem Körper mehr oder weniger vollständig aufgenommen, ausgelöscht, absorbirt, oder sie werden von ihm zurückgeworfen, reflectirt, oder sie gehen durch ihn hindurch. Wenn ein Körper die auftreffenden Lichtstrahlen absorbirt, so erscheint er uns dunkel, schwarz. Bei weitem die Mehrzahl der Körper absorbirt nur einen Theil der auf sie fallenden Lichtstrahlen und wirft die übrigen zurück, und wenn einige dieser Strahlen in unser Auge fallen, werden uns jene Körper sichtbar. Die dichten Körper, besonders die blank polirten Metalle, werfen das Licht am vollkommensten zurück. Je weniger dicht, lockerer und unebener die Körper sind, desto weniger Licht werfen sie zurück. Insbesondere tragen Unebenheiten der Oberfläche dazu bei, dass sehr viel Licht absorbirt, wenig reflectirt wird. Körper, welche die Lichtstrahlen durchlassen, ohne sie wesentlich zu absorbiren oder zu reflectiren, nennt man durchsichtig (Luft, Glas, Wasser), und solche, welche nur einen Theil des Lichtes durchlassen, das übrige aber auslöschen, durchscheinend.

Körper, welche die Lichtstrahlen möglichst vollständig und regelmässig zurückwerfen, wie blank polirte Metalle oder (mit einem Amalgam von Zinn und Quecksilber) belegtes Glas, heissen Spiegel. Für die Reflexion des Lichtes gilt das Gesetz, dass der Einfallswinkel, d. h. der Winkel, den die auf den

Spiegel treffenden Lichtstrahlen mit dem Einfallsloth bilden, gleich ist dem Reflexionswinkel. Unregelmässige Reflexion der Lichtstrahlen nach allen Seiten bezeichnet man als Zerstreuung des Lichtes. Die Bahn der Lichtstrahlen ist nur so lange vollkommen gradlinig, als die Fortbewegung des Lichtes in einer gleichartigen Materie erfolgt. Trifft ein Lichtstrahl aber auf eine durchsichtige Materie von grösserer oder geringerer Dichte, so erleidet er eine Richtungsänderung, er wird gebrochen, und zwar wird er nach dem Snell'-(Descartes')schen Gesetz (1621) derart abgelenkt, dass der Sinus des Einfallswinkels zum Sinus des Brechungswinkels stets in einem constanten Verhältniss steht, das von der substanziellen Natur der resp. Materie abhängt. Die Zahl, welche angibt, wie vielmal grösser der Sinus des Einfallswinkels ist beim Uebergang aus Luft in eine bestimmte Substanz als der Sinus des Brechungswinkels, wird der Brechungsexponent genannt. Die Luft = 1 gesetzt, ist der Brechungsexponent des Wassers etwa 1,34, der des Glases 1,6. Ist der Einfallswinkel = 0, d. h. trifft ein Strahl die brechende Fläche senkrecht, so setzt er ohne Ablenkung seinen Weg fort. Geht ein Lichtstrahl durch einen Körper, der nur geringe Dicke und parallele Flächen hat (Fensterscheibe, Uhrglas und die diesem vergleichbare Hornhaut des Auges), so erleidet er eine kaum merkliche Ablenkung, er wird höchstens sich selbst parallel um ein Geringes verschoben. Sind aber die brechenden Flächen eines Körpers sphärisch gekrümmt, wie bei den Glaslinsen, so haben wir zu unterscheiden zwischen solchen Linsen, deren Convexität, und solchen, deren Concavität den Lichtstrahlen zugewendet ist; die ersteren bezeichnet man als Convex- oder Sammellinsen, die letzteren als Concav- oder Zerstreuungslinsen. Für die Sammellinsen gilt das Gesetz, dass alle durch den (geometrischen) Mittelpunkt derselben gehenden sog. Hauptstrahlen (Axenstrahlen) unverändert bleiben, alle der optischen Axe parallel auffallenden Strahlen so gebrochen werden, dass sie sich jenseits der Linse in deren Brennpunkt oder Focus vereinigen. Zieht man daher (Fig. 77) von einem leuchtenden Punkt A

Fig. 77.



Gang der Lichtstrahlen durch eine Sammellinse.

einen Hauptstrahl und einen parallel auffallenden Strahl A e, so liegt der entsprechende Bildpunkt hinter der Linse LL_1 im Schnittpunkt a des Hauptstrahles mit dem nach dem Brennpunkt F_1 gebrochenen und darüber hinaus verlängerten Strahl. Was für einen leuchtenden Punkt gilt, ist in gleicher Weise der Fall

für alle leuchtenden Punkte eines Objectes. Man hat also nur nöthig, von den äussersten Punkten des Objectes je einen Hauptstrahl und einen zur Linsenaxe parallelen Strahl zu ziehen, um den Ort und die Grösse der zugehörigen Bildpunkte, also auch des ganzen Objectes zu finden. Für die Verhältnisse des Auges interessirt uns besonders der Fall, wo das leuchtende Object in unendlicher Entfernung gelegen ist; hier werden die parallel auffallenden Strahlen sämmtlich hinter der Linse in deren Brennpunkt vereinigt, und ferner der Fall (Fig. 77), wo das Object näher, in endliche Entfernung rückt, die aber grösser ist als die doppelte Brennweite der Linse. Hier wird von dem Object A B hinter der Linse L L_1, aber näher der Linse, als das Object vor der Linse sich befindet, ein kleineres umgekehrtes Bild b a entstehen. Reell oder physisch heisst das Bild, wenn die Strahlen in ihrer wirklichen Verlaufsrichtung den Vereinigungspunkt, „Bildpunkt" erreichen (wie in Fig. 77); virtuell dagegen, wenn der Bildpunkt nicht von den Strahlen selbst, sondern nur durch Rückwärtsverlängerung derselben erreicht werden kann. Das reelle Bild lässt sich an seinem Vereinigungsorte auf einen Schirm (weisses Papier, matte Glasfläche) auffangen, nicht aber das virtuelle.

Das Auge gleicht in der Einrichtung und Wirkung seines optischen Apparats vollkommen der Camera obscura, der Dunkelkammer des Photographen. Wie in dieser die vordere Convexlinse von einem vor ihr befindlichen Object im Hintergrunde der Kammer auf eine matte Glastafel oder auf die lichtempfindliche photographische Platte ein verkleinertes verkehrtes reelles Bild entwirft, so entwirft das, anstatt einer einfachen Linse, im Auge vorhandene System brechender Flächen auf der Netzhaut ein verkleinertes reelles und verkehrtes Bild des vor dem Auge befindlichen Objectes. Man kann sich hiervon auf das Schlagendste so überzeugen, dass man das durchscheinende Auge eines weissen (Albino-) Kaninchens möglichst rein ausschält und frei aufhängt; man erblickt dann das von in passender Entfernung befindlichen leuchtenden Objecten z. B. dem Fensterkreuz oder einer Lichtflamme auf der Netzhaut entworfene, verkleinerte und umgekehrte Bild durch die übrigen Augenhäute durchscheinen (Scheiner, 1625).

Dioptrik des Auges.

Die brechenden Medien und Flächen des Auges. Von den Lichtstrahlen, welche auf die durchsichtige Hornhaut treffen, wird ein Theil schon von der sie überziehenden Thränenschicht und der Hornhaut selbst theils reflectirt, theils unregelmässig zerstreut, theils absorbirt; der Rest erleidet, da er aus Luft in ein stärker brechendes Medium eintritt, eine Ablenkung von seiner gradlinigen Bahn, durchsetzt die Hornhaut und gelangt an der Hinterfläche der Hornhaut in den die vordere Augenkammer erfüllenden Humor aqueus. Diesen durchsetzend gelangen die Lichtstrahlen weiter an die vordere gekrümmte Linsenfläche, durch die Linse hindurch, treten in den Glaskörper ein und gelangen endlich

an die Netzhaut; es kommen also fünf brechende Medien: Thränenschicht, Hornhaut, Humor aqueus, Linse und Glaskörper, und vier brechende Flächen: vordere und hintere Hornhaut-, vordere und hintere Linsenfläche in Betracht. Danach erscheint es auf den ersten Blick unendlich schwer, den Gang der Lichtstrahlen im Auge zu ermitteln. Allein die Schwierigkeiten vereinfachen sich sehr wesentlich. Einmal besitzen die Thränenschicht vor der Hornhaut, die Hornhaut selbst und der an ihre Hinterfläche grenzende und die vordere Augenkammer erfüllende Humor aqueus fast genau dasselbe Brechungsvermögen (nach v. Helmholtz beträgt der Brechungsexponent aller dieser Medien, den der Luft = 1 gesetzt, $^{103}/_{77}$ oder 1,34, ist also gleich dem des Wassers); für den Gang der Lichtstrahlen von der Hornhaut bis zur Linse kann man daher statt der genannten drei Medien ein einziges vom Brechungsvermögen 1,34 und der Krümmung der Hornhaut substituiren. Auf dieses Medium folgt ein noch stärker brechendes, die Krystalllinse, und dann ein Mittel, dessen Brechungsvermögen wiederum dem der wässerigen Feuchtigkeit gleichkommt, der Glaskörper. Wir hätten demnach nur drei brechende Medien: Hornhaut, Krystalllinse und Glaskörper, und drei brechende Flächen: vordere Hornhaut-, vordere und hintere Linsenfläche. Da nun ferner die optischen Axen der brechenden Flächen sämmtlich nahezu genau auf ein und derselben geraden Linie gelegen sind, der sog. optischen Augenaxe, welche vom Scheitel der Hornhaut durch die Mitte des Auges geht und, wie wir später sehen werden, die Netzhaut etwas nach oben und innen (nasalwärts) vom sog. gelben Fleck, der Stelle des deutlichsten Sehens, trifft, so haben wir im Auge ein centrirtes optisches System, dessen optische Axe mit der Augenaxe zusammenfällt. Die beim Menschen etwa 4 Mm. dicke Linse besteht aus concentrischen Schichten, deren Brechungsvermögen von den äusseren Schichten bis zum Mittelpunkt, dem Linsenkern, continuirlich zunimmt; Listing und v. Helmholtz haben nun berechnet, dass zufolge dieser ihrer Eigenschaften das totale Brechungsvermögen sogar noch grösser ist als das ihres dichtesten Theils, des Linsenkerns; das totale Brechungsvermögen der Linse beträgt (im Verhältniss zu Luft = 1) 1,45. Kennt man so die Brechungsexponenten, so bedarf es nur noch der Feststellung der Krümmungshalbmesser der brechenden Flächen (Hornhaut, Linse) und ihres Abstandes von einander auf der Augenaxe, um an einem solchen vereinfachten Auge, das man auch als schematisches Auge bezeichnet, den Gang der Lichtstrahlen zu berechnen, wie dies zuerst Listing (1853) ausgeführt hat. Die Abstände der brechenden Flächen von einander sind von Brücke an Durchschnitten gefrorener Augen, die Krümmungshalbmesser von v. Helmholtz nach einer später zu betrachtenden Methode (S. 540) ermittelt und im Wesentlichen den von Listing berechneten gleich gefunden worden. Danach beträgt:

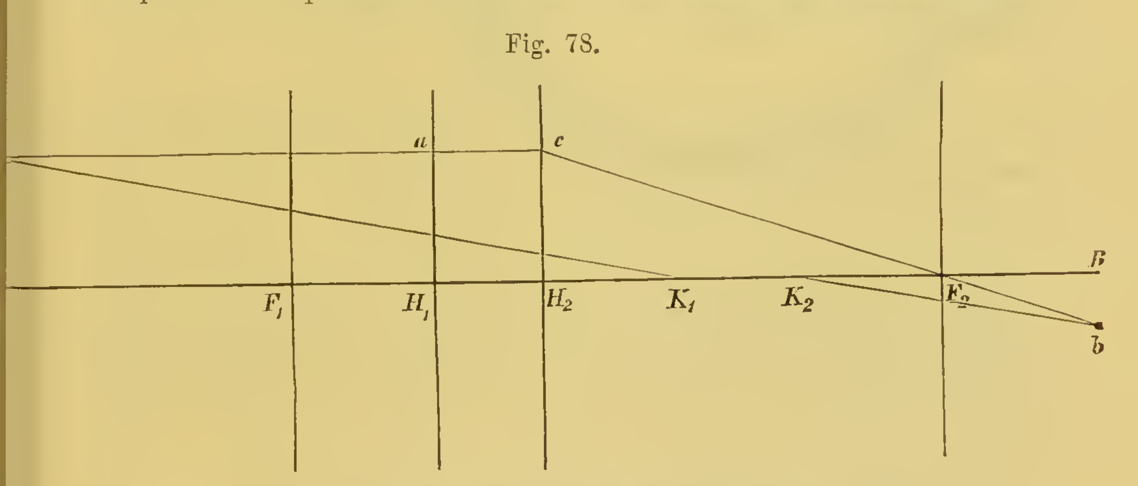
der Krümmungshalbmesser der Hornhaut	. . . .	8	Mm.
„ „ „ vorderen Linsenfläche		10	„
„ „ „ hinteren „		6	„

Abstand vom Scheitel der Hornhaut:

der vorderen Linsenfläche	3,7	Mm.
„ hinteren „	7,5	„
„ Netzhaut „	22,8	„

Nun hat der Mathematiker Gauss (1841) entwickelt, dass für sphärische und centrirte Systeme, gleichviel welches ihre Zahl und ihre Krümmung sei, sich unter allen Umständen sechs Cardinalpunkte auffinden lassen, mit deren Hilfe man sehr leicht den Gang der Lichtstrahlen durch ein solches System bestimmen kann, vorausgesetzt, dass man die Krümmungsradien und das Brechungsvermögen der sphärischen Flächen, sowie ihren gegenseitigen Abstand auf der optischen oder Drehungsaxe des Systems kennt. Zu diesen Cardinalpunkten gehören zunächst die beiden Brennpunkte, ein vorderer F_1 im ersten Medium, aus dem die Strahlen kommen, und ein hinterer Brennpunkt F_2 im letzten Medium. Strahlen, welche im ersten Medium parallel auftreffen, werden sämmtlich im F_2 vereinigt; umgekehrt werden Strahlen, welche im ersten Medium durch F_1 gehen, nach der Brechung parallel der Axe. Ebenen, welche senkrecht auf die optische Axe des Systems durch die Brennpunkte gehen, heissen die Brennebenen. Zwischen den Brennpunkten liegen die beiden Hauptpunkte H_1 und H_2; die senkrecht auf die Drehungsaxe des Systems durch die Hauptpunkte gelegten Ebenen heissen die Hauptebenen. Um den Gang eines parallel zur optischen Axe aus dem ersten Medium einfallenden Strahles

Fig. 78.



Gang der Lichtstrahlen durch ein centrirtes System.

zu finden, verlängert man ihn bis zur zweiten Hauptebene und verbindet den Schnittpunkt mit dem hinteren Brennpunkt F_2. Zwischen H_2 und F_2 befinden sich die beiden Knotenpunkte, K_1 und K_2. Der Abstand der beiden Hauptpunkte H_1 und H_2 ist gleich dem der beiden Knotenpunkte K_1 und K_2, ferner ist der Abstand von F_1 zu H_1 gleich dem von F_2 zu K_2. Die beiden Hauptebenen entsprechen den brechenden Flächen und die Knotenpunkte den Krümmungsmittelpunkten jener. Die Knotenpunkte sind dadurch charakterisirt, dass ein Strahl, der im ersten Medium nach dem ersten Knotenpunkt ge-

richtet ist, nach der Brechung, sich selbst parallel, durch den zweiten Knotenpunkt zieht, so dass er nur um den Abstand der Knotenpunkte von einander sich selbst parallel verschoben ist. Mit Hilfe dieser Gesetze lässt sich der Gang der Lichtstrahlen durch ein centrirtes System, wie Fig. 78, leicht construiren. Ist o der Objectpunkt, so wird der Strahl oac nach F_2 gebrochen, Strahl oK_1 geht in der Richtung K_2b, parallel oK_1, weiter; wo beide Strahlen sich schneiden, in b liegt der zu o gehörige Bildpunkt. Die ganze Betrachtung gilt indess nur, wenn die dabei in Betracht kommenden Winkel klein sind.

Die Uebertragung der Gauss'schen Entwicklungen auf das centrirte System der drei sphärischen brechenden Flächen des Auges hat Listing und dann v. Helmholtz ausgeführt. Nach des Letzteren Bestimmungen haben die Cardinalpunkte dieses sog. schematischen oder mittleren Auges (Fig. 79) auf der Augenaxe — diese über den Scheitel der Hornhaut nach vorn verlängert gedacht — folgende Lage zu einander. Es liegt

der erste Brennpunkt	F	13,6	Mm. vor der Hornhaut,
„ zweite „	F_1	22,5	„ hinter „ „
„ erste Hauptpunkt	h	1,7	„ „ „ „
„ zweite „	h_1	2,0	„ „ „ „
„ erste Knotenpunkt	k	6,9	„ „ „ „
„ zweite „	k_1	7,2	„ „ „ „

Es stehen demnach sowohl die Hauptpunkte wie die Knotenpunkte im schematischen Auge nur um 0,3 Mm. auseinander; man kann daher ohne grossen Fehler die beiden Hauptpunkte h und h_1 in einen Hauptpunkt H und ebenso die beiden Knotenpunkte k und k_1 in einen Knotenpunkt K zusammenfallen lassen. Dadurch vereinfacht sich die Berechnung noch mehr.

Das ganze System der brechenden Flächen im Auge lässt sich (Fig. 79) auf eine convexe sphärische Fläche l l_1 vom Brechungsvermögen des Humor aqueus (1,34) mit einem Knotenpunkt (Krümmungsmittelpunkt) K zurückführen. Es ist dies Listing's reducirtes Auge, in welchem das ganze brechende System reducirt ist auf eine Kugelfläche l l_1 von 10 Mm. Durchmesser, deren Mittelpunkt in K und deren Scheitelpunkt in H liegt; H liegt 1,9 Mm. und K 7 Mm. hinter der vorderen Hornhautfläche, bezw. K 0,5 Mm. vor der hinteren Linsenfläche. F F_1 ist die optische Axe dieses reducirten Auges.

Beim Pferde beträgt nach Matthiessen und Berlin

der Krümmungshalbmesser der Hornhaut	19,8 Mm.
„ „ „ vorderen Linsenfläche	17,3 „
„ „ „ hinteren „	11,3 „

ferner der Abstand vom Scheitel der Hornhaut:

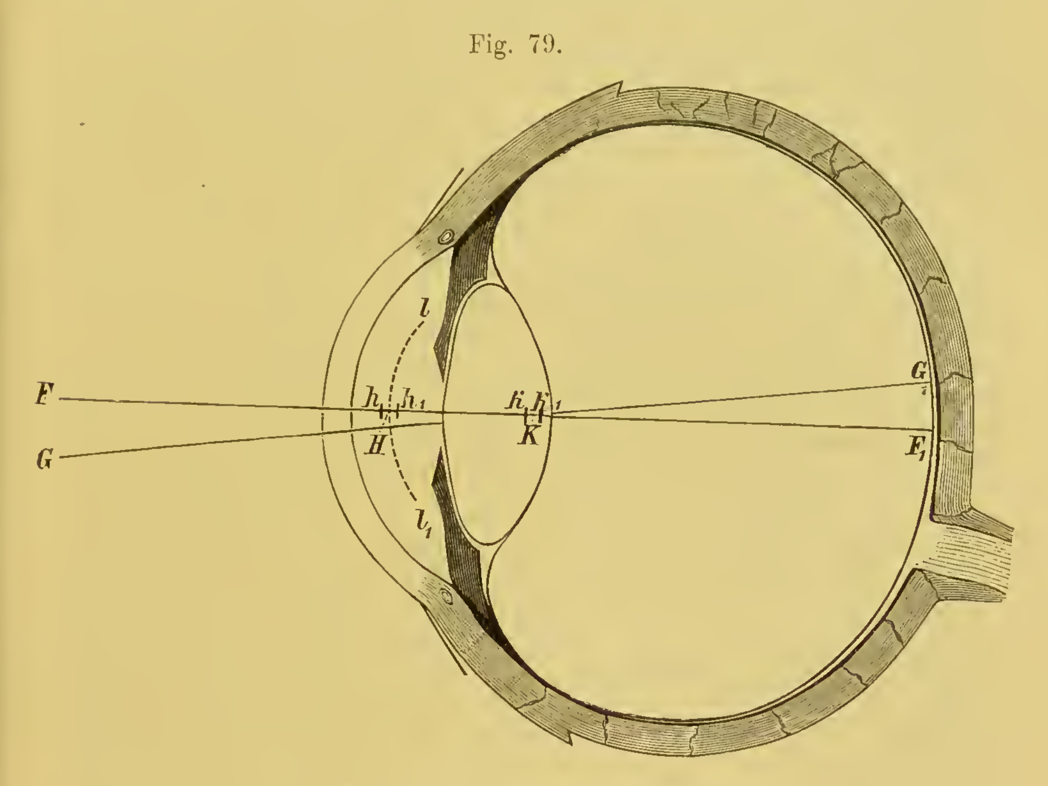
der vorderen Linsenfläche	7 Mm.
„ hinteren „	20,2 „
„ Netzhaut	44,1 „

Das Pferdeauge lässt sich auf eine Kugelfläche von 20 Mm. Durchmesser reduciren, deren Scheitelpunkt 7 Mm. hinter der Hornhaut und deren Mittelpunkt

3,2 Mm. vor der hinteren Linsenfläche gelegen ist; die Netzhautknotenpunktdistanz hat J. Hirschberg zu 27 Mm. ermittelt.

Bei Wiederkäuern (Rind, Schaf, Hirsch) lässt sich das Auge nach Matthiessen auf eine Kugelfläche reduciren, deren Scheitelpunkt dicht hinter der vorderen Linsenfläche und deren Mittelpunkt etwas hinter der Mitte des Linsenkerns gelegen ist; bei den Carnivoren (Hund, Fuchs, Löwe) nähert sich das Brechungsvermögen der Augen den beim Menschen erörterten Verhältnissen.

Fig. 79.



Schematisches und reducirtes Auge.

Will man für einen bestimmten Objectpunkt den zugehörigen Bildpunkt im Auge finden, so braucht man nur vom Objectpunkt G (Fig. 79) eine gerade Linie durch den Knotenpunkt K zu ziehen; wo diese die Netzhaut trifft, in G_1 ist der Bildpunkt gelegen. Eine solche Linie, welche von dem leuchtenden Punkt durch den Knotenpunkt zieht, heisst Richtungslinie oder Sehstrahl, und der vereinigte Knotenpunkt K: der Kreuzungspunkt der Richtstrahlen; der Winkel, den die von den äussersten Punkten des Objects ausgehenden Richtungsstrahlen mit einander bilden, heisst der Sehwinkel.

Bedeutung der Chorioidea und Iris. Für weit entfernte leuchtende Objecte befindet sich die Netzhaut des Auges in einem solchen Abstand von der Hornhaut, dass bei der Form der brechenden Flächen und dem Brechungsvermögen der Augenmedien ein deutliches Bild auf der Netzhaut zu Stande kommt. Nun haben wir schon früher gesehen (S. 531), dass von einem

unendlich weit entfernten Gegenstand eine sphärisch gekrümmte Fläche, auf die wir nach dem Vorhergehenden die sämmtlichen brechenden Flächen des Auges reduciren können, ein hinter der brechenden Fläche und in der Brennebene gelegenes, umgekehrtes und verkleinertes reelles Bild entwirft. Ein solches wird in der That auch auf der Netzhaut entworfen, wie die directe Beobachtung an dem ausgeschnittenen durchscheinenden Auge eines weissen Kaninchens lehrt (S. 531). Hierbei spielen aber noch zwei Momente eine wesentliche Rolle: die Chorioidea und deren Fortsetzung nach vorn, die Iris. Die Chorioidea ist auf ihrer, der Netzhaut zugewandten Fläche mit einer Mosaik polygonaler schwarzer Pigmentzellen besetzt, denen diese Haut ihre schwarze Färbung verdankt. Fällt nun durch das Loch in der Iris, die Pupille oder das Sehloch, Licht in das Augeninnere, so würden, wäre der Augenhintergrund hell, von diesem die Lichtstrahlen zurückgeworfen und unregelmässig zerstreut werden, wir würden so gleichsam geblendet und die entstehenden Bilder würden undeutlich werden. Der schwarze Augenhintergrund absorbirt den grössten Theil des einfallenden Lichtes und beugt so den erwähnten Sehstörungen vor. Zum gleichen Zwecke wird bekanntlich das Innere unserer optischen Instrumente und photographischen Apparate (Fernrohr, Mikroskop, Camera obscura) geschwärzt.

Auch die Iris zeigt eine Pigmentschicht, doch bei verschiedenen Individuen bald in geringerer, bald in grösserer Menge, daher sie bald heller, bald dunkler gefärbt erscheint. In den blauen Augen hat sie nur an ihrer Rückseite eine dünne Schicht schwarzen Pigments, das durch das übrige farblose Irisgewebe bläulich oder grau durchschimmert. Ist die Pigmentirung sehr stark entwickelt, so erscheint die Iris tief dunkelbraun. Dazwischen liegen je nach dem Pigmentgehalt eine grosse Anzahl von Farbennuancen. Bei den Albinos (Kakerlaken), die sowohl unter den Menschen wie Thieren (weisse Kaninchen) vorkommen und bei denen das Pigment, wie am übrigen Körper (Haut und Haare), so auch im Auge fehlt, erscheint die Iris röthlich, die Pupille intensiv roth; mangels Absorption der einfallenden Lichtstrahlen durch den Augenhintergrund werden diese Individuen vom Tageslicht geblendet und suchen durch Zusammenkneifen der Lider die in's Auge einfallende Lichtmenge möglichst herabzusetzen.

Die Iris dient dem Auge ferner als Blende. Ist nämlich die Krümmung einer Linse oder einer einfach sphärischen Fläche von der Mitte bis zum Rand sehr stark, so werden die parallel auffallenden Strahlen nicht alle in demselben Punkt, dem Brennpunkt, vereinigt, vielmehr liegt der Vereinigungspunkt der Randstrahlen viel näher, als derjenige der centralen Strahlen; es entstehen so, statt eines Brennpunktes, eine Reihe auf der optischen Axe hinter einander gelegener Brennpunkte, eine Brennlinie, Diacaustik. Infolge davon werden die Bilder undeutlich; es schneidet das Bild des Objects nicht scharf ab, sondern setzt sich nach den Seiten mit verwaschenen Rändern fort. Man bezeichnet diesen

Uebelstand als sphärische Aberration, die man nach v. Helmholtz, weil sie auch einfarbigen Lichtstrahlen zukommt, auch als monochromatische bezeichnet. Wie in den optischen Instrumenten diesem Uebelstand die sog. Blende entgegenwirkt, nämlich ein geschwärzter und passend eingefügter Ring, der nur den centralen Strahlen den Durchgang gestattet, so ist dies im Auge mit der Iris der Fall. Die von der Peripherie der Hornhaut auf die Iris auffallenden Strahlen werden von ihr reflectirt und zerstreut und nur den axialen Strahlen der Eintritt durch die Pupille in die Linse gestattet. Vor allen übrigen Blenden, wie wir sie in optischen Instrumenten anbringen, hat die Iris den eminenten und künstlich kaum nachzuahmenden Vorzug, dass sie, von der Abblendung der Randstrahlen abgesehen, noch die Menge des einfallenden Lichtes je nach Bedürfniss mit Hilfe ihres Ringmuskels (Sphincter pupillae) regulirt. Im Dunkeln hat die Pupille maximale Weite, beim Menschen bis zu 10 Mm. Durchmesser nach Cl. du Bois-Reymond; jedesmal, wenn die Thiere in's Licht sehen, verengt sich die Pupille und zwar proportional der Stärke der einfallenden Lichtstrahlen, sodass beim Sehen in helles Sonnenlicht das Sehloch nur etwa die Grösse eines Stecknadelkopfes hat. Der hierbei stattfindende Mechanismus und die Innervation ist uns bereits bekannt (S. 454, 463). Nachtthiere (Eule, Uhu) haben sehr weite Pupillen; in der Dunkelheit sehen sie daher gut, vom Tageslicht werden sie geblendet, sie scheuen deshalb das Licht. Das Sehloch ist beim Mensch, Hund, Kaninchen u. A. kreisrund, bei Wiederkäuern, ferner bei Einhufern (Pferd, Esel) und Dickhäutern (Schwein, Eber) queroval und wird bei Verengerung der Pupille zu einem queren Spalt; bei den Katzenthieren bildet die Pupille ein senkrechtes Oval, das bei grellem Licht zu einem senkrechten Spalt wird.

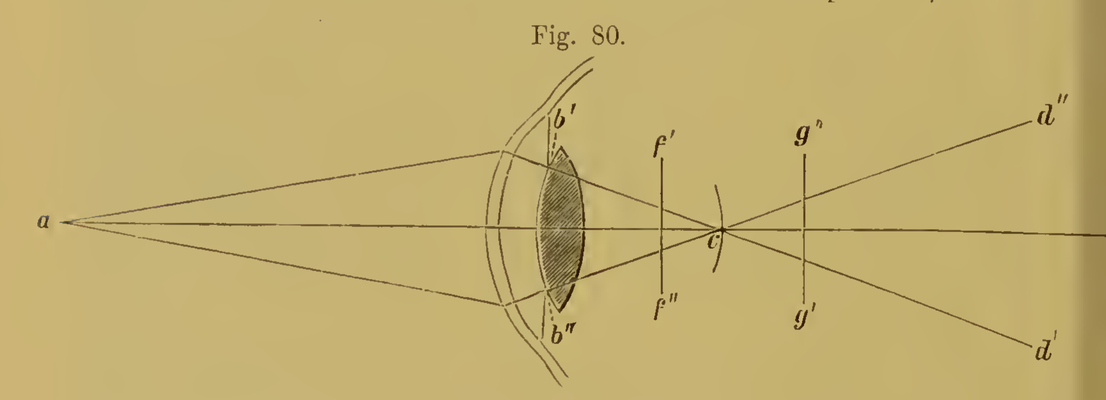
Uebertrifft das Auge der Thiere die Camera obscura, mit der es passend verglichen wird, schon durch die ganz vorzügliche Art seiner Blendvorrichtung, so hat es vor jener auch noch darin einen zweiten Vorzug, dass der Hintergrund des Auges, auf dem das Bild entworfen wird, nicht wie bei der Camera die Form einer platten Scheibe, sondern die eines Hohlkugelsegmentes hat. Das Bild, das eine sphärische Linse von einer ebenen Fläche entwirft, ist halbkuglig gekrümmt, daher erscheinen uns Bilder von einiger Flächenausdehnung auf der Platte der Camera an den Seitentheilen undeutlich und verwaschen, wenn der centrale Theil scharf erscheint, und umgekehrt. Im ersteren Fall liegt der Ort des deutlichen Bildes von den mehr peripheren oder Seitentheilen vor der Platte, im anderen Fall hinter der Platte. Aus demselben Grund zeigt das Bild in der Camera die Seitentheile der Objecte nicht in geraden Linien, sondern in mehr oder weniger gebogenen Linien und daher verzerrt. Der Augenhintergrund der Thiere besitzt aber die Form einer Hohlkugel, daher sich auf der ungefähr kugelförmigen Fläche auch die seitlichen Partien der Objecte scharf

abbilden, gewissermassen also der Augenhintergrund für alle Punkte des Gesichtsfeldes gleich gut eingestellt ist. Das Auge ist „periskopisch“ gebaut, eine Eigenschaft, zu der nach Hermann der geschichtete Bau der Linse wesentlich beiträgt.

Wir haben bisher für das ideale Auge der Thiere nur den Fall betrachtet, dass parallel auffallende, also aus unendlicher Entfernung herkommende Strahlen genau auf der Netzhaut vereinigt werden. Nun besitzt aber unser Auge, wie die einfache Erfahrung zeigt, die Fähigkeit in Nähe und Ferne deutlich zu sehen. Die Einrichtung des Auges sich für die Nähe und Entfernung so anzupassen, dass beidemal ein deutliches Bild auf der Netzhaut entsteht, heisst Accommodation.

Zerstreuungsbilder. Die Netzhaut befindet sich in einem solchen Abstande von der Hornhaut und der Linse, dass bei der Form der brechenden Flächen und dem Brechungsvermögen der Augenmedien von weit entfernten leuchtenden Objecten ein deutliches, verkleinertes und umgekehrtes reelles Bild auf der Netzhaut entworfen wird. Nehmen wir an, der leuchtende Punkt a befände sich in endlicher Entfernung von unserem schematischen Auge (Fig. 80), es fielen also die Strahlen nicht parallel, sondern

Fig. 80.



Sehen in Zerstreuungskreisen.

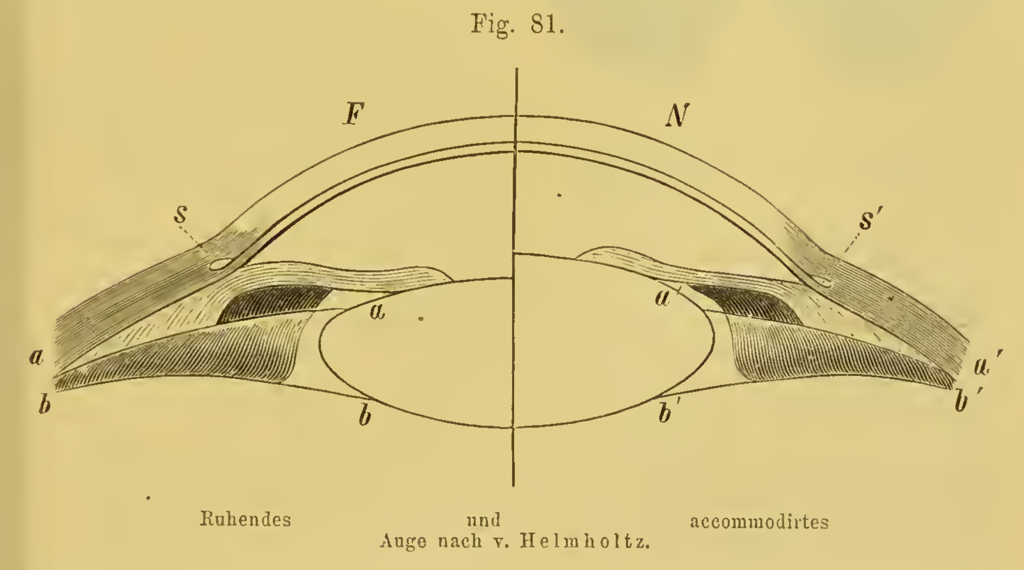
divergent auf das Auge auf, so werden sie durch die Brechung zwar convergent gemacht, aber nicht so stark, dass sie in einem Punkte der Netzhaut vereinigt werden, vielmehr liegt dieser ideale Bildpunkt c hinter der Netzhaut, die wir uns in f′ f″ vorzustellen haben; es wird also die Netzhaut in einer dem kreisförmigen Durchschnitt des Strahlenkegels, dessen Basis die Pupille, entsprechenden Kreisfläche getroffen werden, die man als Zerstreuungkreis bezeichnet. Entwirft man von einer leuchtenden Flamme mit Hilfe einer Sammellinse auf einem weissen Papierschirm oder einer matten Scheibe, die man in passender Entfernung hinter der Linse aufstellt, ein scharfes Bild, und man nähert dann die Flamme der Linse, so erhält man statt des scharf umschriebenen Flammenbildes eine weniger hell erleuchtete Kreisfläche. Wenn alle Punkte eines leuchtenden Objectes auf der

Netzhaut Zerstreuungskreise geben, so werden die Umrisse undeutlich und verschwommen. Daraus geht hervor, dass, wenn wir in einem gewissen Abstand vom Auge einen Gegenstand deutlich sehen, ein anderer, der sich näher oder ferner von ersterem befindet, gleichzeitig undeutlich erscheint, oder mit anderen Worten: in verschiedenen Abständen vom Auge befindliche Gegenstände können ohne Weiteres nicht gleichzeitig deutlich gesehen werden.

Von einem in endlicher Entfernung befindlichen leuchtenden Punkte würden die divergent durch die Pupille einfallenden Strahlen nicht auf der Netzhaut, sondern erst hinter derselben vereinigt werden. Da nun aber das Auge der Thiere die Fähigkeit besitzt, auch in der Nähe deutlich zu sehen, muss eine Vorrichtung gegeben sein, wodurch die beim Sehen in der Nähe divergent auffallenden Strahlen so stark gebrochen werden, dass sie genau auf der Netzhaut zur Vereinigung gelangen.

Accommodation. Die wesentlichste Veränderung, die im Auge beim Uebergang vom Fernsehen zum Nahesehen statthat, ist, von der auf Mitbewegung beruhenden Verengerung der Pupille (S. 459) abgesehen, nach den Untersuchungen von Cramer und v. Helmholtz die, dass die vordere Fläche der Krystalllinse viel stärker convex wird und nach der Cornea zu vorrückt, den ihr aufliegenden Pupillarrand der Iris gleichfalls nach vorn drängend. Die hintere Fläche der Linse wird nur wenig stärker gekrümmt

Fig. 81.



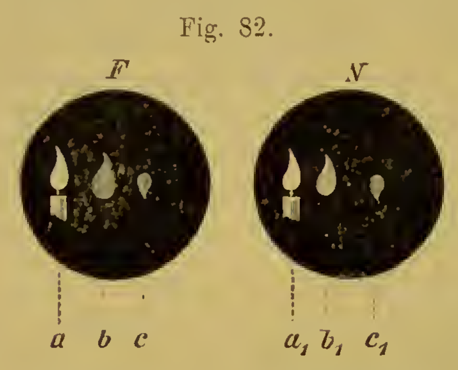
Ruhendes und accommodirtes Auge nach v. Helmholtz.

und bleibt fast unverändert an ihrem Ort, weil die Spannung des Glaskörpers der Verschiebung nach hinten Widerstand leistet. Die Krystalllinse verdickt sich und nähert ihre Vorderfläche der Hornhaut. Diese Veränderung führt uns der schematische Durchschnitt (Fig. 81) vor, dessen linken Hälfte für die Ferne F eingestellt ist und dessen rechte Hälfte für die Nähe N accommodirt.

Cramer (1852) und v. Helmholtz (1853) haben den Vorgang bei der Accommodation aus der Beobachtung der Purkinje-Sanson'schen Bild-

chen abgeleitet. Im Finstern seitlich auf ein beobachtetes Auge blickend, das von der anderen Seite her durch eine Kerzenflamme belichtet wird, sieht man auf demselben drei Bildchen, die von ungleicher Richtung und Lichtstärke sind. Nun kann man den Krümmungshalbmesser einer das Licht reflectirenden Kugelfläche aus der scheinbaren Grösse, die das darin gespiegelte Bild eines Objectes von bekannten Dimensionen hat, bestimmen. v. Helmholtz hat diese Spiegelbildchen mittels des Ophthalmometers gemessen. Dieses besteht aus einer plangeschliffenen Glasplatte, welche in zwei gleiche Stücke getheilt und so vor dem Objectiv eines auf kurze Distanzen einstellbaren Fernrohrs angebracht ist, dass das eine vor der oberen, das andere vor der unteren Hälfte des Objectives steht. Diese beiden Stücke sind zugleich in einen Mechanismus gefügt, mittels dessen sie um gleiche Winkel gegen einander gedreht werden können derart, dass die optische Axe des Fernrohrs stets den Neigungswinkel beider Platten gegen einander halbirt. Stehen beide Platten senkrecht zur Axe des Fernrohrs, sodass die eine die Fortsetzung der anderen bildet, so sieht man von einem vor ihm gelegenen leuchtenden Punkte nur ein Bild. Sobald man die Platten in Winkelstellung zu einander bringt, zerfällt das Bild in zwei, die um so weiter auseinander rücken, je kleiner der Neigungswinkel der Platte ist. Neigt man die Platten soweit, dass der untere Rand des einen Bildes sich mit dem oberen Rand des anderen genau berührt, so kann man aus dem direct ablesbaren Drehungswinkel und unter Berücksichtigung der Dicke und des Brechungsexponenten der Glasplatten die Grösse des Bildes direct berechnen. Die Bildchen selbst anlangend, sieht man (Fig. 82) erstens ein helles aufrechtes Bild a, das Spiegelbild der Kerzenflamme von der Hornhaut. Das zweite ebenfalls aufrechte, aber lichtschwächere Bild b wird von der vorderen Linsenfläche entworfen „vorderes Linsenbild" und ist, weil der Krümmungshalbmesser der vorderen Linsenfläche grösser als der der Hornhaut ist (S. 533), grösser als das von letzterer selbst gespiegelte; da ein Theil des Lichts bereits von der Hornhaut reflectirt ist, so erscheint das zweite Bildchen von geringerer Lichtstärke als das erste. Endlich kann man bei starker Beleuchtung und scharfer Beobachtung noch ein drittes kleineres, im Verhältniss zu den beiden anderen verkehrtes Bildchen c wahrnehmen (Flammenspitze unten, Flammenbasis oben); das Bild ist umgekehrt, weil es von der hinteren concaven Linsenfläche, also von einem Hohlspiegel entworfen wird „hinteres Linsenbild", und kleiner, weil die hintere Linsenfläche stärker gekrümmt ist, als die Hornhaut und vordere Linsenfläche; endlich ist seine Lichtstärke noch kleiner als die des zweiten Bildchens. Aus der Grösse dieser Bildchen hat v. Helmholtz zunächst die Krümmungshalbmesser der brechenden Flächen bestimmt; ebenso bestimmt man jetzt auch die Entfernung der Scheitelpunkte der brechenden Medien vom Hornhautscheitel am lebenden Auge mittels des Ophthalmometers. Es ist nun klar, dass, wofern bei der Accommodation die Hornhaut- oder die Linsenkrümmung eine Ver-

Fig. 82.



Purkinje-Sanson'sche Bildchen beim Fern- beim Nahesehen.

änderung erfahren oder ihren Ort im Auge wechseln, sich eine jede Gestalts- oder Ortsveränderung in der Grösse, Lichtstärke und dem Abstande der Bildchen von einander wird documentiren müssen. Es zeigt sich nun bei der Beobachtung der Sanson'schen Bildchen, dass bei der Accommodation (Fig. 82, N) das erste von der Cornea gespiegelte Bildchen a durchaus unverändert bleibt; daraus ist zu schliessen, dass die Hornhaut bei der Accommodation keine Veränderung erleidet. Das vordere Linsenbild b_1 wird bei der Accommodation kleiner, aber in demselben Maasse schärfer, nähert sich dem ersten Bildchen und erweist sich so von einem der Hornhaut näheren und stärker convexen Spiegel entworfen. Das hintere Linsenbild c_1 zeigt eine minimale Verkleinerung, wobei es gleichfalls noch ein wenig an Intensität zunimmt. Auf diese Weise hat v. Helmholtz die Grösse dieser Veränderungen ermittelt, die hier tabellarisch zusammengestellt folgen:

	Für die Ferne ∞	Für die Nähe (ca. 150 Mm.)
Krümmungshalbmesser der Cornea	8 Mm.	8 Mm.
„ „ vorderen Linsenfläche	10 „	6 „
„ „ hinteren „	6 „	5,5 „
Vom Scheitel der Cornea Abstand:		
der vorderen Linsenfläche	3,7 „	3,3 „
„ hinteren „	7,5 „	7,6 „
Dicke der Linse	3,8 „	4,3 „

Dass übrigens die Hornhaut bei der Accommodation unbetheiligt ist, hat bereits Young (1801) bewiesen. Befestigte er ein sechsseitiges Kästchen „Orthoscop", dessen obere und hintere Fläche offen und dessen vordere durch eine Glasplatte verschlossen ist, mit der hinteren Fläche wasserdicht vor dem Auge und füllte dasselbe mit lauwarmem Wasser, so konnte er (durch Correction mittels der nämlichen Sammellinse) sowohl entfernte als nahe Gegenstände deutlich erkennen. Da das Wasser vor und der Humor aqueus hinter der Hornhaut gleiches Brechungsvermögen besitzen (S. 532), ist der brechende Einfluss der Hornhaut in beiden Fällen beseitigt. Würde die Accommodation auf einer stärkeren Krümmung und infolge dessen stärkeren Brechung der Hornhaut beruhen, so müssten beim Sehen unter Wasser, wo jene Brechung, gleichviel welches die Krümmung der Hornhaut, ausgeschaltet ist, nahe Gegenstände undeutlich werden, was eben nicht der Fall ist. — Blickt man seitlich auf das unter Wasser befindliche Auge eines Individuums, das abwechselnd in die Ferne und Nähe sieht, so kann man ein Hervorwölben des Pupillarrandes im accommodirenden Auge beobachten.

Mechanismus der Accommodation. Die Linse selbst besitzt keine Contractilität, ihre Formveränderung kann daher nur eine passive sein. Die Linse ist von ihrer (aus einer structurlosen Membran bestehenden) Kapsel fest umschlossen. Es setzt sich nun an die hintere Fläche der Linsenkapsel an und verschmilzt mit ihr die homogene durchsichtige und elastische Glashaut (die Membrana hyaloidea oder Hülle des Glaskörpers), während sich

zwischen sie und den Ciliartheil der Netzhaut noch eine andere Membran einschiebt, die Zonula Zinni (Lig. suspensorium lentis), die von Manchen als vorderes Blatt der Glashaut aufgefasst wird; der spaltenförmige Raum zwischen Zonula und Glashaut heisst Petit'scher Canal. Die Zonula folgt den halskrausenartigen Faltungen der Chorioidea (Proc. ciliares), springt dann von den Falten auf die Vorderfläche der Linsenkapsel über, um mit dieser längs einer der Ciliarfaltung entsprechenden wellig gekrümmten Linie zu verwachsen. Zwischen den Proc. ciliares der Chorioidea und den vorderen Faltenrändern der Zonula liegt der Ciliartheil der Netzhaut, der von der Ora serrata ab nur noch bindegewebig und mit der Chorioidea und Zonula fester verklebt ist. Es entspringt nun von dem elastischen Gewebe am Hornhautfalz in der Nähe des Schlemm'schen Canals (Fig. 81 s und s_1) ein Muskel, der Tensor chorioideae oder M. ciliaris, auch nach seinem Entdecker der Brücke'sche Muskel genannt, und verläuft von hier aus mit seinen radiär gerichteten glatten Faserzellen nach dem freien Rand der Chorioidea da, wo diese in die Proc. ciliares übergeht. v. Helmholtz stellt sich nun vor, dass im lebenden ruhenden Auge durch eine in der Zonula vorhandene radiale Spannung der Linsenrand in der Richtung nach hinten und aussen gezogen und so von vorn nach hinten entsprechend abgeplattet erhalten wird. Wenn nun die freien Faserenden des Brücke'schen Muskels nach ihrem Punctum fixum hin am Hornhautfalz rücken, wird die Chorioidea nach vorn gezogen, die Ora serrata etwas dem Hornhautrand genähert und damit die Zonula entspannt. Nunmehr kann sich die Linse ihrer natürlichen Form nähern, d. h. dicker werden, und zwar ist die Linse im accommodirten Auge des Menschen um $^1/_7$ dicker, als im ruhenden Auge. In der That konnten sich Hensen und Völckers von der accommodativen Verschiebung der Chorioidea nach vorn am Auge vom Hund, Affen und von der Katze überzeugen. Ferner fanden sie, dass der Brücke'sche Muskel vom Gangl. ciliare aus innervirt wird, und zwar von Fasern, welche diesem Ganglion durch die dem Oculomotorius entstammende motorische Wurzel zugeführt werden; Lähmung des Oculomotorius ist daher auch mit Accommodationslähmung verbunden (S. 463, 464).

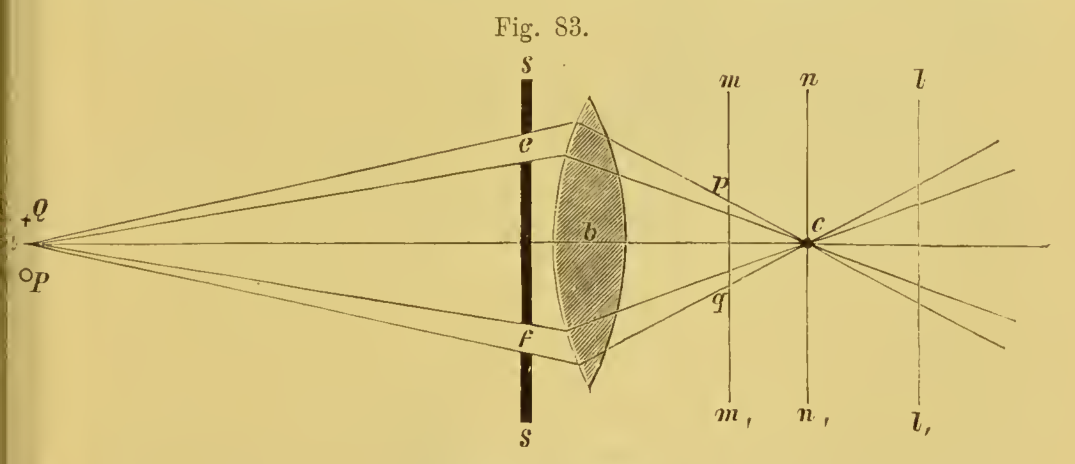
Abgesehen von dieser Verschiebung der Chorioidea nach vorn, verengt sich jedesmal, wenn nahe gesehen werden soll, die Pupille und zwar in beiden Augen zugleich; einer grösseren Nähe des Gegenstandes entspricht eine grössere Enge der Pupillen, es werden dadurch die Randstrahlen noch stärker, als dies sonst der Fall ist, abgeblendet. Dass indess die Pupillenverengerung für die Accommodation nicht wesentlich ist, ergiebt sich daraus, dass selbst bei fehlender Iris das Accommodationsvermögen erhalten ist. Die Thatsache, dass die Pupille sich beim Nahesehen verengt und dass die Accommodation für die Nähe mit einem subjectiven Gefühl der Anstrengung verbunden ist, zeigt, dass die Accommodation

des Auges für die Nähe stattfindet. Das ruhende Auge ist für die grösste Entfernung eingestellt.

Der Accommodationsapparat wird, in gleicher Weise wie die Innervation der Iris (S. 484), durch Atropin vorübergehend gelähmt (Einstellung des Auges für die Ferne bei erweiterter Pupille), durch Escrin oder Physostigmin (Alkaloid der Calabarbohne) in einen Krampfzustand versetzt (Einstellung des Auges für die Nähe bei verengter Pupille).

Fernpunkt und Nahepunkt des Auges. Wird ein Gegenstand dem Auge näher und näher gerückt, so gibt es eine Grenze, über die hinaus wir ihn nicht deutlich und scharf zu sehen vermögen. Dieser Punkt heisst der Nahepunkt des Auges; er ist 4—5 Zoll (im Mittel 15 Ctm.) vom Auge entfernt. Eine Vorrichtung zur Bestimmung des Nahepunktes nennt man Optometer. Das einfachste Optometer beruht auf dem sog. Pater Scheiner'schen Versuch (1619). Stösst man in ein Kartenblatt mit einer starken Stecknadel zwei kleine Löcher, deren Entfernung von einander kleiner ist, als der Pupillardurchmesser (ca. 2 Mm.), bringt hinter die Löcher das Auge und hält vor ihnen die Stecknadel, so sieht man, so lange die Nadel dem Kartenblatt sehr nahe ist, zwei Nadeln. Entfernt man die Nadel weiter und weiter, so kommt ein Punkt, von dem ab die Nadel einfach erscheint, und dieser ist der Nahepunkt des Auges. Stellt in Fig. 83 die Linse die brechenden Flächen des Auges, der von zwei Oeffnungen e und f durchbrochene Schirm s s das Kartenblatt vor, so gehen von dem leuchtenden Punkt a durch jedes der Löcher zwei Strahlenbündel, welche von dem Linsensystem gebrochen sich in c vereinigen würden. Befindet sich hier die Netzhaut, so sieht sie einen einfachen und scharfen Bildpunkt. Befindet sich aber die Netzhaut vor oder hinter diesem Vereinigungspunkt, also in m m, oder in l l, so entsteht von jedem Strahlenbündel ein, wenn auch weniger scharfes Bild. Dies trifft für den Fall zu, wo die Nadel den Oeffnungen e und f so nahe gehalten wird, dass ungeachtet

Fig. 83.



Scheiner's Versuch.

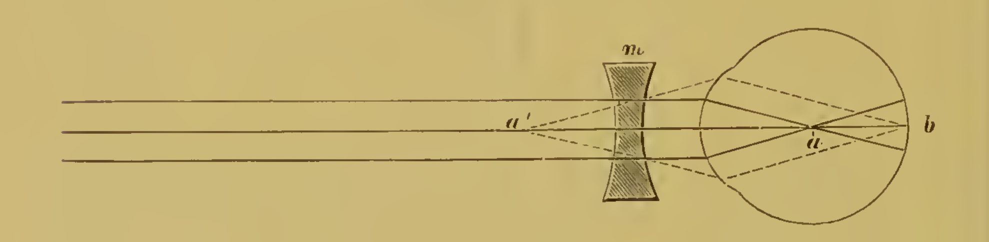
aller accommodativen Anstrengung die Linse nicht so stark gekrümmt werden kann, um beide Strahlenbündel auf der Netzhaut zu vereinigen. Ebenso sieht man den Gegenstand doppelt, wenn er zu weit entfernt ist, indem dann die beiden Lichtbündel vor der Netzhaut zur Vereinigung gelangen.

Die grösste Entfernung, für die das ruhende Auge eingestellt ist, nennt man seinen „Fernpunktsabstand". Die Differenz zwischen Fernpunkts- und Nahepunktsabstand oder die Strecke auf der nach aussen verlängert gedachten Augenaxe zwischen Fernpunkt und Nahepunkt nennt man die Accommodationsbreite. Für ein normalsichtiges Auge liegt der Fernpunkt in der Unendlichkeit. Die Accommodationsbreite ist beim Kinde am grössten (das Auge des normalsichtigen Kindes vermag selbst noch weniger als 15 Ctm. vom Auge entfernte Objecte scharf zu erkennen) und nimmt mit dem Alter ab, sodass der Bereich, innerhalb dessen das Auge für Ferne und Nähe eingestellt werden kann, sich vermindert.

Unter Normalsichtigkeit, Emmetropie versteht man einen solchen Zustand der Augen, bei welchem der Fernpunkt in der Unendlichkeit, der Nahepunkt zwischen 8—9 Zoll oder etwa 25 Ctm. gelegen ist. Je leistungsfähiger der Accommodationsapparat, desto näher liegt der Nahepunkt; er kann so bis auf 12 Ctm. oder etwa 4 Zoll heranrücken.

Als Myopie (Hypometropie) oder Kurzsichtigkeit bezeichnet man denjenigen Zustand, bei welchem sowohl der Fernpunkt als der Nahepunkt viel näher an das Auge herangerückt ist, sodass die Accommodationsbreite erheblich verringert und manchmal von sehr geringer Ausdehnung ist. Beim

Fig. 84.



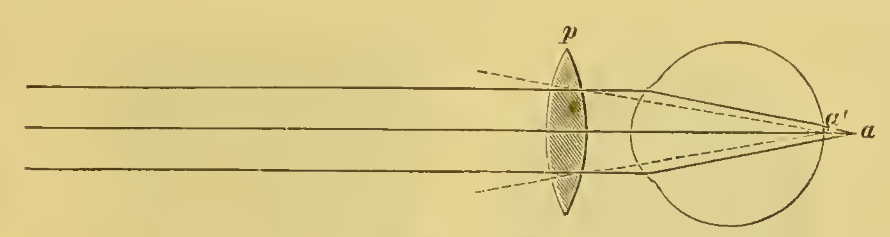
Correction der Kurzsichtigkeit.

myopischen Auge (Fig. 84) liegt der Brennpunkt der von entfernten Objecten parallel auf das Auge auffallenden Strahlen vor der Netzhaut in a. Die Netzhaut wird also von Zerstreuungskreisen getroffen, daher erscheinen die Bilder sehr undeutlich. Meist rührt das daher, dass der Augapfel im Verhältniss zum Brechungsvermögen zu lang ist. Diejenige Entfernung, aus der auftreffende Strahlen auf der Netzhaut zur Vereinigung gelangen, ist der Fernpunkt dieser Augen. Um diesen Fehler zu corrigiren, um also die parallel oder convergent auf das Auge auffallenden Strahlen divergent zu machen, sodass sie erst auf der Netzhaut sich vereinigen, bringt man vor ein solches Auge eine Brille mit

Concavgläsern (m). Diese, auch Zerstreuungslinsen genannt, haben die Eigenschaft, die Strahlen zu zerstreuen, convergente Strahlen weniger convergent oder divergent zu machen. Man probt nun diejenige Concavlinse aus, welche vermöge ihrer Krümmung geeignet ist, die Strahlen so divergent zu machen (die punktirten Linien der Fig. 84), dass sie genau auf der Netzhaut des betreffenden myopischen Auges (in b) zur Vereinigung gelangen. Die Theorie der Brillen hat Kepler (1604) entwickelt.

Als Hypermetropie oder Weitsichtigkeit bezeichnet man denjenigen Zustand, bei welchem sowohl parallel als divergent auffallende Strahlen im ruhenden Auge erst hinter der Netzhaut (Fig. 85, in a) zur Vereinigung gelangen, also selbst sehr entfernte Gegenstände auf der Netzhaut Zerstreuungskreise geben; man sagt deshalb wohl auch: der Fernpunkt hypermetropischer Augen liegt in überunendlicher Entfernung ($>\infty$). Häufig gelingt es Hypermetropen, entfernte Gegenstände, die im ruhenden Auge auf der Retina Zerstreuungskreise geben, durch accommodative Anstrengung, durch Verstärkung

Fig. 85.



Correction der Weitsichtigkeit.

der Brechung deutlich zu sehen. In der Nähe sehen sie schlecht, weil nun die Accommodation nicht mehr ausreicht, die Bildpunkte auf der Netzhaut zu erhalten; daher ist auch der Nahepunkt ziemlich weit, meist erheblich über 8 Zoll vom Auge entfernt. Dieser Fehler wird durch Convexgläser corrigirt, indem parallel oder divergent auffallende Strahlen durch Convexgläser stärker convergent gemacht und bei geeigneter Krümmung des Convexglases (Fig. 85, p) so stark gebrochen werden, dass die Bildpunkte auf der Netzhaut (in a′) vereinigt werden.

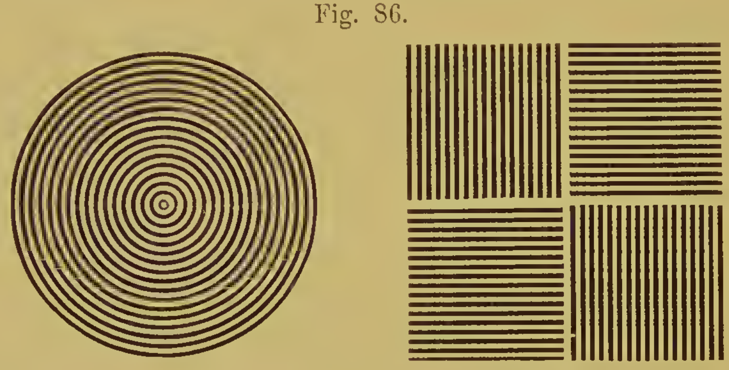
Vom 45.—50. Jahre ab büsst man allmählich infolge Altersveränderungen, sei es in der Linse selbst, sei es in der Aderhaut oder im Brücke'schen Muskel die Fähigkeit der Accommodation ein; beim Nahesehen verdickt sich die Linse dann nicht mehr genügend und es muss durch Convexgläser nachgeholfen werden; dieser Zustand wird als Altersschen oder Presbyopie bezeichnet.

Die brechende Kraft einer Linse wird durch den Bruch $^1/f$ ausgedrückt, in dem f die Brennweite bedeutet. Als Einheit der brechenden Kraft gilt jetzt allgemein eine Linse von ± 1 Meter Brennweite; diese Einheit heisst eine „Dioptrie“. Eine Linse von 200 Mm. Brennweite entspricht also $^{1000}/_{200} =$ 5 Dioptrien.

Astigmatismus. Der Einfachheit halber haben wir bisher das Auge im Ganzen und seine einzelnen brechenden Flächen als Kugelschalen betrachtet;

für solche sind bekanntlich die Krümmungen in horizontaler wie in verticaler Richtung gleich, alle Krümmungshalbmesser gleich gross. Nun trifft aber diese Betrachtung für die brechenden Flächen des Auges zumeist nicht ganz zu. Das Auge ist um seine Längsaxe von vorn nach hinten nicht ganz gleich gebaut, vielmehr sind die Krümmungen der brechenden Flächen, insbesondere der Hornhaut in der horizontalen und verticalen Richtung, den sog. Hauptmeridianen, sehr oft nicht gleich. Den hierdurch bedingten optischen Fehler der Augen bezeichnet man als Astigmatismus. Bei dieser Ungleichheit der Krümmungen wird es verständlich, dass Strahlen, die in einer verticalen Ebene liegen, in einem solchen Auge einen anderen Vereinigungspunkt haben, als solche, die in einer horizontalen Ebene gelegen das Auge treffen. Wenn ein Astigmatiker demnach auf horizontale schwarze Linien, wie in Fig. 86, sein Auge einstellt, erscheinen ihm in gleicher Entfernung befindliche verticale Linien undeutlich und weniger schwarz oder grauschwarz und umgekehrt. Betrachtet ein solches Individuum concentrische Kreise mit einem Auge, so erscheinen ihm niemals die ganzen Kreise deutlich, sondern scharf nur bald zwei horizontale Sectoren, bald zwei verticale, niemals alle vier zugleich. Bei hochgradigem Astigmatismus bringt man eine Correctur an durch ein Glas, das

Fig. 86.



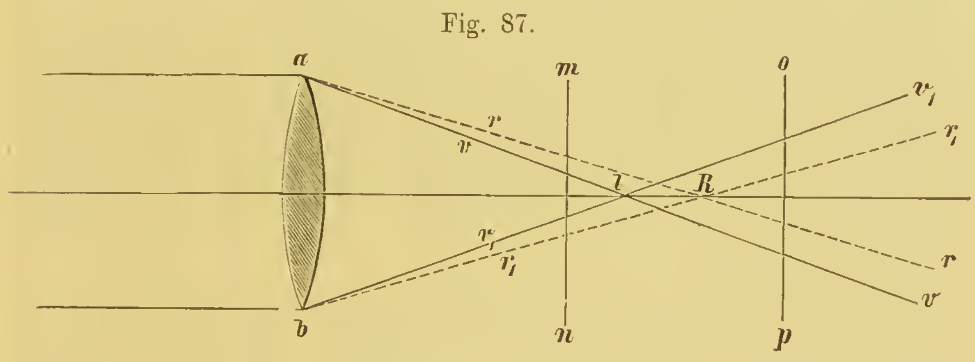
Zur Beobachtung des Astigmatismus des Menschenauges.

nur in einer Richtung gekrümmt ist, nämlich ein Cylinderglas. Gegenüber diesem „regelmässigen Astigmatismus“ bezeichnet Donders als „unregelmässigen“ diejenige Abweichung, welche sich auf Strahlen bezieht, die in einem und demselben Meridian gebrochen werden. Die Folge dieser Abweichung ist, dass jeder kleinste Abschnitt des unregelmässig gestalteten brechenden Flächensegmentes unregelmässige Lichtzerstreuung gibt; daher ein kleiner leuchtender Punkt, zumal wenn sein Abstand vom Auge über den Fernpunkt hinaus sich befindet, auf der Netzhaut ein strahliges sternförmiges Bild gibt. Hierin liegt auch der Grund dafür, dass wir die unendlich entfernten Fixsterne in strahlenförmiger Gestalt sehen. — Beim Kaninchen besteht nach Wolfskehl geringer, beim Kalbe und bei der Katze starker Astigmatismus. Ausserdem haben nach Berlin alle grösseren Säugethiere einen hochgradigen Linsenastigmatismus, der durch Unregelmässigkeiten im inneren Bau der Linse bedingt ist und eine Verschiebung des Bildes in toto bewirkt. Beim Menschen dagegen findet sich der ablenkende Linsenastigmatismus nur höchst selten.

Chromatische Abweichung. Lässt man Sonnenlicht durch eine Linse (oder ein Prisma) gehen, so wird es von seiner Bahn abgelenkt, ge-

brochen, gleichzeitig aber auch in die einzelnen Farben zerlegt, aus denen das scheinbar homogene Sonnenlicht zusammengesetzt ist, die sog. Spectralfarben, weil die violetten Strahlen am stärksten, die rothen am schwächsten gebrochen werden (Newton, 1604). Fällt also (Fig. 87) ein Bündel weisses Licht parallel zur Axe auf eine Convexlinse a b, so werden die violetten Strahlen v und v_1 in l, die rothen r und r_1 in R vereinigt. Stellt man einen matten Schirm m n auf, so erhält man ein Bild mit violettem Centrum und rothen Farbensäumen und nahe bei R z.B. auf o p ein Bild mit rothem Centrum und violetten Farbensäumen. Die mit der Brechung verbundene Farbenzerstreuung macht also, dass die Gegenstände durch Prismen oder Linsen undeutlich, mit farbigen Rändern erscheinen. Es gibt aber zwei Glasarten, das aus Kaliumsilicat bestehende Crownglas und das neben Kaliumsilicat noch Bleisilicat enthaltende Flintglas, welche das Licht fast gleich stark brechen, aber verschieden stark zerstreuen, und zwar das Flintglas fast zweimal so stark als das Crownglas. Aus diesen Glasarten lassen sich Prismen und Linsen (Combination einer biconvexen Crownglas- mit einer concav-convexen Flintglaslinse) so zusammensetzen, dass die auf Kosten der Deutlichkeit erscheinenden farbigen Ränder ganz wegfallen und nur noch eine Brechung ohne Farbenzerstreuung stattfindet;

Fig. 87.



Chromatische Abweichung.

sie heissen deshalb farbenlose oder achromatische Linsen. Nun zeigt unser Auge, in der Regel wenigstens, keine Bilder mit Farbensäumen. Dennoch ist das Auge keineswegs vollkommen achromatisch, aber die chromatische Abweichung ist so gering, dass uns für gewöhnlich die Farbensäume der Bilder nicht zur Wahrnehmung gelangen. Einmal ist die Dispersion der Augenmedien gering, sie ist nicht grösser als die des destillirten Wassers, daher verschwinden die schwachen Farbensäume der Bildränder fast vollständig gegenüber dem starken weissen Lichteindruck, den das Bild in der Mitte zeigt, zweitens fallen, wenn wir uns in Fig. 87 das Auge durch die Linse vorgestellt und die Netzhaut mitten zwischen l und R gelegen denken, die farbigen Zerstreuungskreise zum Theil zusammen, sie decken sich auch an den Rändern so, dass auch diese grossentheils weiss erscheinen. Fallen von einem weissen Object Lichtstrahlen in's Auge, während dies auf einen weiter entfernten Gegenstand eingestellt ist, sodass sich gewissermassen die Retina näher bei l befindet, so sieht man ein weisses Feld mit einem schwach rothgelben Rand; bei Accommodation auf einen zu nahen Gegenstand, wenn sich die Netzhaut näher bei R befindet, sieht man das weisse Feld mit einem blauen Saum. Wir sehen also farbige Säume, sobald wir von zwei gleichzeitig betrachteten leuchtenden Ge-

genständen auf einen unser Auge einstellen. Ferner sehen wir farbige Säume, sobald wir eine Hälfte unserer Pupille verdecken, also z. B. durch einen Schirm die auf die obere Linsenhälfte fallenden Strahlen abblenden. Man erreicht dies einfach dadurch, dass man in ein Kartenblatt ein Loch von etwa 2 Mm. Durchmesser macht (S. 543), es 5—6 Zoll weit vom Auge hält und durch dasselbe nach einem fernen Gegenstand hinschaut: es erscheinen dann die Ränder der Oeffnung farbig.

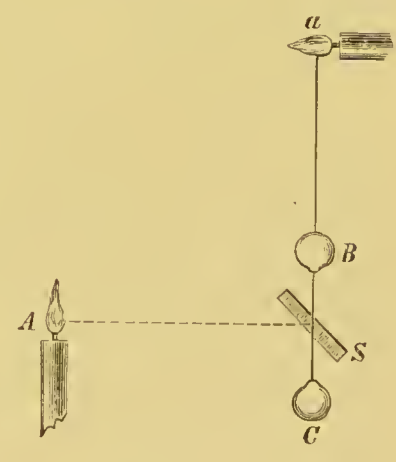
Augenleuchten und Augenspiegel. Warum erscheint die Pupille schwarz, obwohl doch so viel Licht in's Auge fällt? Man meinte, der hauptsächlichste Grund läge darin, dass das Augeninnere die schon erwähnte Pigmentschicht der Chorioidea enthält, welche mit grosser Intensität das in's Auge fallende Licht absorbirt (S. 536). Nun gibt es aber eine Reihe menschlicher und thierischer Individuen, bei denen regelmässig ein grosser Theil des eingedrungenen Lichtes wieder reflectirt wird und durch die Pupille nach aussen gelangt. (Der pigmentlosen Augen der Albinos ist bereits Erwähnung geschehen.) Solche Thiere zeigen die Erscheinung des sog. Augenleuchtens. Bei allen diesen Thieren, es sind dies sowohl Carnivoren (Hund, Katze) als Herbivoren (Wiederkäuer, Einhufer), insbesondere aber nächtliche Raubthiere (Katze, Fuchs, Hyäne), findet sich anstatt einer gleichförmigen schwarzen Fläche eine metallisch glänzende Membran, das sog. Tapetum, das theils grünlich, theils prachtvoll blau, theils goldiggelblich schimmert. Mensch, Affe, Schwein, überhaupt Omnivoren haben kein Tapetum.

Das Tapetum liegt zwischen der eigentlichen Gefässschicht und der Capillarschicht der Chorioidea, nach Preusse stets über dem Eintritt des Sehnerven und hat eine dreieckige Form; die Grösse desselben variirt bei den einzelnen Arten. Bei Einhufern und Wiederkäuern von bläulich-grüner bis azurblauer Farbe, besteht es aus einander durchkreuzenden und durchflechtenden feinen Bindegewebsfasern (Tapetum fibrosum); die Farbenerscheinung beruht wohl auf Interferenz, analog den irisirenden Farben oder den Farben dünner Blättchen, und kommt wahrscheinlich durch eigenthümliche Lagerungsverhältnisse der Bindegewebsfibrillen zu Stande. Bei den Fleischfressern besteht das goldig-gelblich gefärbte Tapetum nach Brücke aus mehreren übereinander liegenden Schichten polygonaler kernhaltiger, bei auffallendem Licht blau, bei durchfallendem gelblich gefärbter Zellen (Tapetum cellulosum), in denen sich eine feine Streifung findet, die ebenfalls Interferenz der Farben erzeugt.

Brücke (1847) hat gezeigt, dass solche Augen nicht selbstleuchtend sind, sondern mittels des das Licht reflectirenden Tapetum im Augengrund so viel von dem eingedrungenen Licht durch die Pupille wieder zurückwerfen, dass sie dem Beobachter leuchtend erscheinen. Bekanntlich ist ein Körper um so dunkler, je mehr er von den auf ihn fallenden Strahlen absorbirt (S. 529). Eine absolut schwarze Fläche, welche alles Licht absorbirt, giebt

es aber nicht, es muss demnach auch von der Chorioidea des Menschen immer noch ein Theil der sie treffenden Lichtstrahlen diffus reflectirt werden. Derjenige Theil nun, der zurückgeworfen wird, geht denselben Weg, den er gekommen, aus der Pupille wieder heraus nach dem leuchtenden Objectpunkt d. i. der Lichtquelle, indem jeder reflectirte Strahl dieselben Brechungen in den Augenmedien rückwärts erleidet, die er bei seinem Eindringen von aussen vorwärts erlitten hat; das Spiegelbild des Netzhautbildes fällt also in den Objectpunkt (Gesetz der Reciprocität.) Das Auge des Beobachters müsste, um die von dem Augengrund zurückgeworfenen und nun von dem Netzhautbild als leuchtendem Object ausgehenden und zu der Lichtquelle (als ihrem Ausgangspunkt) zurückkehrenden Lichtstrahlen aufzufangen, sich in der Richtung der letzteren, also zwischen Lichtquelle und beobachtetes Auge einschieben, und dadurch würde wiederum dem beobachteten Auge die Lichtquelle abgesperrt werden. Die Pupille erscheint also schwarz, einmal weil überhaupt nur sehr wenig Licht vom Augengrund reflectirt wird, sodann weil von dieser winzigen Lichtmenge unter gewöhnlichen Umständen nichts in das Auge des Beobachters gelangen kann. Aus eben demselben Grund kann man auch nicht durch die in der vorderen Wand der Camera obscura angebrachte Linse den Hintergrund der Camera sehen, selbst nicht, wenn man anstatt der matten Glasplatte einen weissen Schirm einfügt. Brücke verfuhr nun, um einen Theil der reflectirten Strahlen aufzufangen und das Auge erleuchtet zu sehen wie folgt: Das beobachtende Auge sieht an einer Lichtflamme, deren directe Strahlen durch einen Schirm vom Auge des Beobachters abgeblendet sind, vorbei nach dem beobachteten Auge, das für einen Gegenstand seitlich vom Beobachter z. B. für dessen ausgestreckten Arm accommodirt. Es befindet sich dann das beobachtende Auge innerhalb des Kegels der durch die Pupille des Beobachteten reflectirten Strahlen und sieht daher den Augengrund diffus erleuchtet. v. Helmholtz brachte die Lichtflamme (Fig. 88, A) seitlich vom Auge und statt des Schirmes stellte er eine planparallele unbelegte Glasplatte S schräg, unter einem Winkel von 45° mit der Verbindungslinie des beobachteten und beobachtenden Auges, auf, so dass die auf letztere fallenden Lichtstrahlen nach ihrer Reflexion in's beobachtete Auge C gelangten. Ein Theil dieser Lichtstrahlen, vom Auge zurückgeworfen, geht denselben Weg, den er gekommen, wird aber, zur Glasplatte S zurückgekehrt, theils nach seinem Ausgangspunkt reflectirt, theils geht er, in seiner Richtung

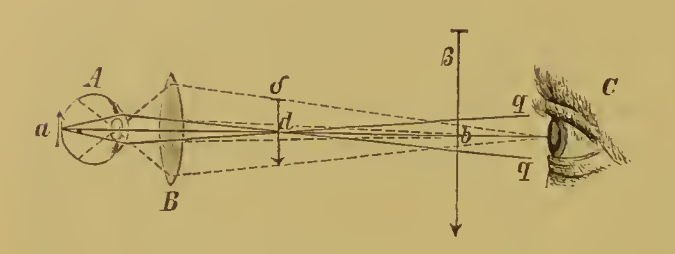
Fig. 88.



Leuchten der Augen.

nur ein wenig sich selbst parallel verschoben, durch S hindurch und gelangt so in das Auge B des Beobachters, der nun den beobachteten Augengrund diffus röthlich erleuchtet sieht. Um den Augenhintergrund nicht nur erleuchtet, sondern deutlich zu sehen, müssen die vom beobachteten Auge ausgehenden Strahlenbündel nach ihrem Austritt aus dem Auge so gebrochen werden, dass sie sich in Punkten schneiden, welche in der deutlichen Sehweite vom beobachtenden Auge liegen. Man erreicht dies (Fig. 89) durch eine Sammellinse B von kurzer Brennweite, welche, vor das beobachtete Auge A gehalten, die aus diesem reflectirten Strahlenbündel schnell zur Convergenz bringt, so dass der Beobachter C näher der Linse und innerhalb seiner deutlichen Sehweite ein umgekehrtes reelles Bild d erhält. Nimmt der Beobachter statt der Convexlinse eine Concavlinse von kurzer Brennweite, so erhält das dem beobachteten Auge genäherte beobachtende Auge ein aufrechtes Bild von dem beobachteten Augengrund, das indess nur virtuell ist, weil die Bildunkte nicht von den reflectirten Strahlen selbst, sondern nur durch Rückwärtsverlängerung derselben erreicht werden. Eine solche Vorrichtung, mittels deren man den Augengrund deutlich sehen kann, d. h. eine Zusammenstellung eines Beleuchtungsspiegels mit corrigirender Convex- resp. Concavlinse, nennt man einen Augenspiegel. Die Entdeckung des Augenspiegels durch v. Helmholtz (1851) hat eine neue Aera der Augenheilkunde heraufgeführt.

Fig. 89.



Augenspiegel.

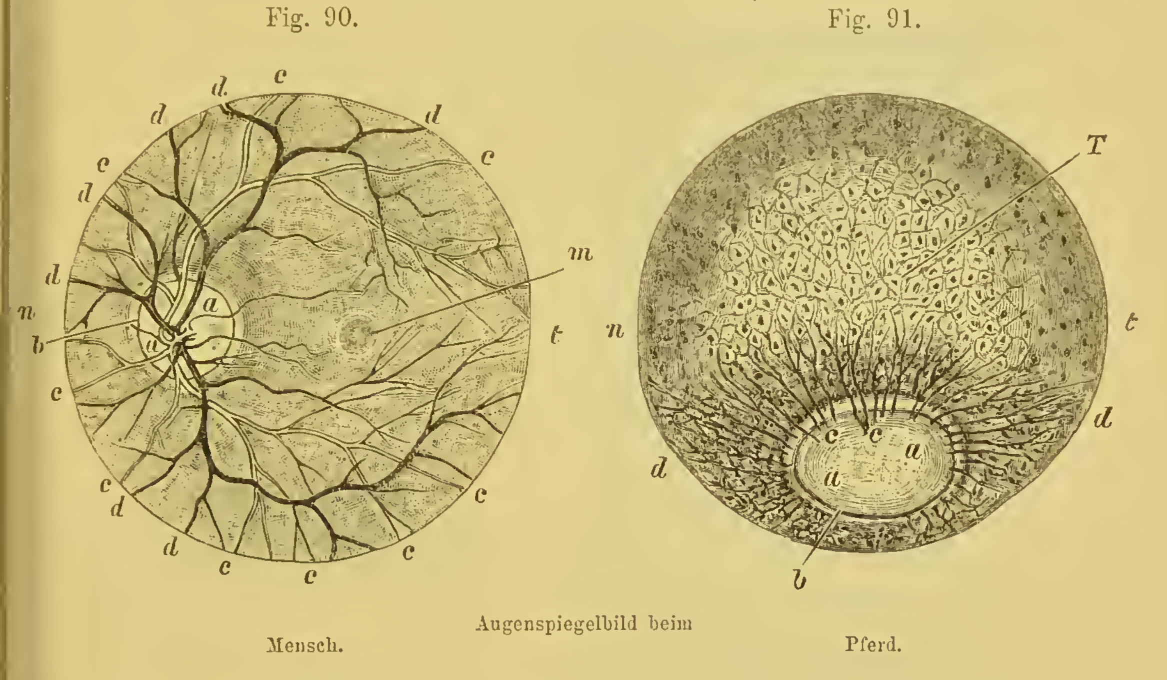
Statt der von v. Helmholtz vorgeschlagenen planparallelen Glasplatte benutzt man nach dem Vorgang von Ruete einen kreisrunden belegten Hohlspiegel von etwa 20 Ctm. Brennweite, der eine kleine centrale Oeffnung hat, durch welche der Beobachter (wie Fig. 89, C) hindurchsieht und so die vom beobachteten Augengrund A reflectirten Strahlen in sein Auge geworfen erhält, die er durch die Convexlinse B zu einem scharfen reellen (umgekehrten) Bild d vereinigt.

Mittels des Augenspiegels erkennt man im Augengrund des Menschen (Fig. 90) eine rothe Scheibe, die Netzhaut, und auf ihr eine rundliche weisse Stelle, die Sehnervenpapille a, den Eintritt des Sehnerven in die Netzhaut. Aus der Papille sieht man Gefässe heraustreten, die sich in eine Reihe von Aesten c theilen und über die Netzhaut zu einem Gefässbaum verbreiten, und zwar sieht man neben je einem schmalen, hellrothes Blut führenden Arterienast c einen breiteren dunkler roth gefärbten Venenast d hinziehen. Dann erkennt man einen kleinen dunkleren gelben oder braunen Fleck, Macula lutea

m mit der Fovea centralis; t entspricht der temporalen (äusseren), n der nasalen (inneren) Seite.

Aehnlich wie beim Menschen verhält es sich hinsichtlich der Netzhautgefässe bei der Mehrzahl der Säugethiere, während andere mehr oder weniger abweichen. So besitzt der Hase nur in der Gegend der Ausstrahlung dunkelrandiger Nerven Blutgefässe. Beim Kaninchen und Meerschweinchen sind nach J. Hirschberg die Retinalgefässe sparsam und ziehen nach beiden Seiten nur eine Strecke weit in die Netzhaut hinein. Beim Pferde (Fig. 91) ist sogar

Fig. 90. Fig. 91.



Augenspiegelbild beim Mensch. — Pferd.

der weitaus grösste Theil der Netzhaut ohne sichtbare Gefässe, indem nur die Umgebung der Pap. n. opt. a auf einer Breite von 3—6 Mm. deren enthält; c sind wieder die Arterien-, d die Venenästchen, t die temporale, n die nasale Seite der Netzhaut, T das (durchscheinende) Tapetum. In Fig. 90 und 91 bedeutet b den Chorioidalring, der die Papille umsäumt.

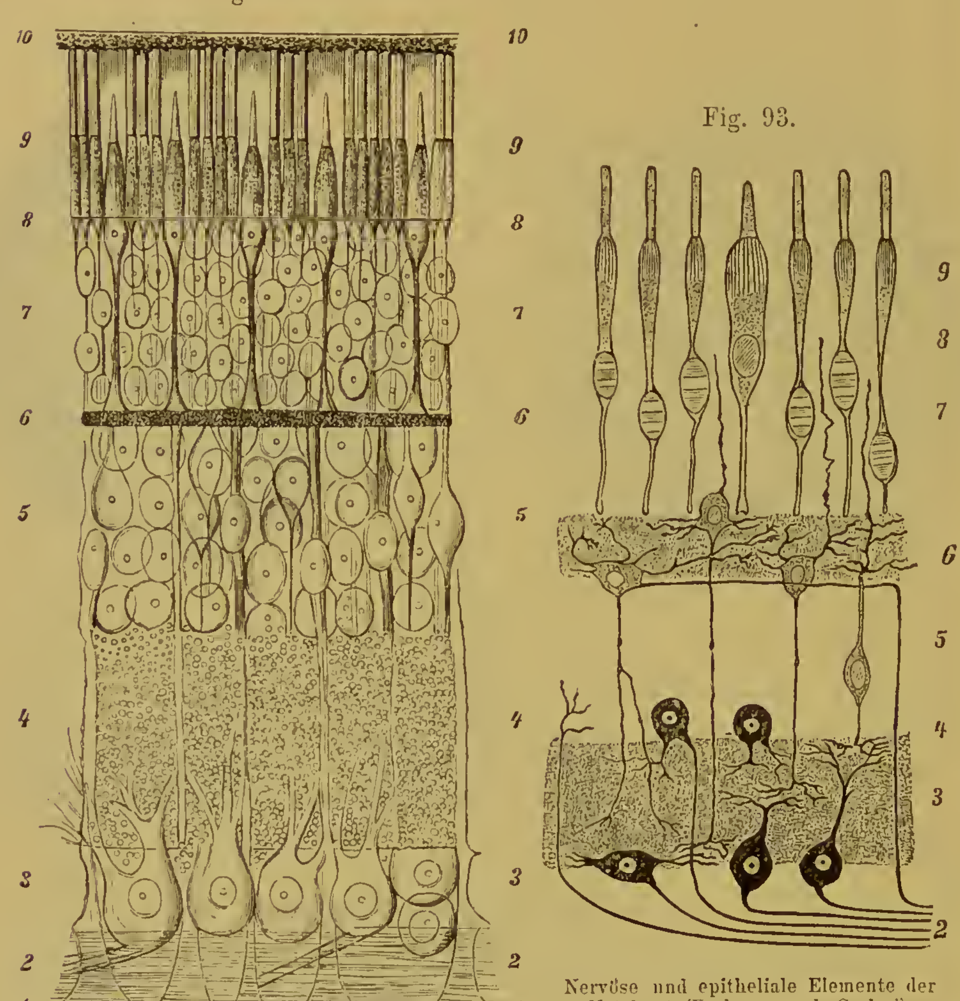
Gesichtsempfindungen.

Bau der Netzhaut. Nach Durchbohrung der Sclera und Chorioidea breiten sich die Faserbündel des Sehnerven (dessen Faserzahl beim Menschen nach Salzer auf etwa 1 Million zu veranschlagen ist) nach allen Seiten aus und zwar von der inneren, nach dem Glaskörper zu gelegenen Netzhautfläche nach aussen, d. i. nach der Chorioidea zu. Die Netzhaut besteht aus einem bindegewebigen Stroma; nur wo der Sehnerv die Schichten der Netzhaut durchbohrt, an dessen Eintrittsstelle, fehlt das Stroma, hier quellen die Nervenfasern gleichsam hervor und bilden die Papilla n. optici. Die Retina selbst (Fig. 92) besteht, wenn man von ihrer Grenzmembran gegen den Glaskörper (Membrana limitans int., 1) absieht, aus 8 verschiedenen Schichten und zwar von innen nach aussen die Nervenfaserschicht (2), die Ganglienzellenschicht (3), innere granulirte oder reticuläre Schicht (4), innere Körnerschicht (5), äussere gra-

nulirte oder reticuläre Schicht (6), äussere Körnerschicht (7), äussere Grenzschicht (8), Stäbchen- und Zapfenschicht (9), Pigmentschicht (10). Die die ganze Netzhaut durchsetzenden radialen Fasern, die sog. Müller'schen Fasern, bilden ein maschiges Netz stützender Bindesubstanz, in dessen bald dichteren, bald gröberen Lücken die nervösen Elemente eingelagert sind. Die nackten Axencylinder der Sehnervenfasern (Schicht 2) ziehen der Fläche parallel; die Dichte dieser Schicht nimmt von der Sehnervenpapille, wo sie am stärksten ist,

Fig. 92.

Fig. 93.



Bau der Retina nach M. Schultze.

Nervöse und epitheliale Elemente der Netzhaut (Färbung nach Golgi).

bis zu ihrer peripheren gezackten Grenzlinie gegen die Ciliarfalten der Chorioidea, der Ora serrata, stetig ab. Die Ganglienzellen, den multipolaren Ganglienzellen des Centralnervensystems (Fig. 60, R, S. 424) analog gebaut, liegen am dichtesten im gelben Fleck und zwar hier zu 8—10 Zellen in der Dicke über einander. Von da ab nimmt ihre Dicke schnell ab, so dass in einiger Entfernung davon die Zellen nur noch in einfacher Schicht, aber dicht gedrängt liegen; noch weiter gegen die Ora serrata findet man nur vereinzelte, durch mehr oder weniger grosse Zwischenräume getrennte Zellen. Die Gan-

glienzellen (Fig. 93) entsenden einen (ungetheilten) Nervenfortsatz centralwärts zur Nervenfaserschicht (2), einen oder mehrero in Endbäumchen sich auflösende Protoplasmafortsätze gegen die innere reticuläre Schicht (4); dort bilden die Endbäumchen feine Flechtwerke, die mit Fortsätzen anderer Ganglienzellen einen dichten Nervenfilz herstellen. In der inneren Körnerschicht (5) finden sich bipolare Ganglienzellen, deren centraler Fortsatz sich in den Nervenfilz der Schicht 4 auflöst, während der periphere Fortsatz in die Höhe steigt, um nahe der äusseren Grenzschicht (8) mit einer kleinen Verdickung zu endigen. In der äusseren reticulären Schicht (6) finden sich die sog. subepithelialen Ganglienzellen, die hinsichtlich ihrer Endverästelung mit den bipolaren Zellen übereinstimmen und sich von ihnen nur durch ihre gedrungene Gestalt unterscheiden. Die längeren Stäbchen- und die kürzeren Zapfenzellen (in den Figuren ist zwischen je 3—5 Stäbchen ein Zapfen gelegen) sind dadurch charakterisirt, dass ihr Kern in der unteren Hälfte der Zelle gelegen ist, während der obere kernlose Abschnitt durch eine durchlöcherte Membran (die sog. äussere Grenzschicht, 8) von dem unteren Theile scharf abgegrenzt wird. Die innere, aus den kernhaltigen Theilen der Sehzellen bestehende Schicht ist als äussere Körnerschicht (7), die äussere kernlose Abtheilung als Stäbchen- und Zapfenschicht (9) bekannt. Letztere besteht aus dem punktirten sog. Innenglied und dem stark glänzenden Aussenglied. Im gelben Fleck sind nur Zapfen vorhanden, in der Nähe desselben ist jeder Zapfen von einem einfachen Kranz von Stäbchen umgeben. Gegen die Ora serrata hin werden die Zapfen immer seltener und fehlen zuletzt fast ganz. Die Anhäufung und Vertheilung der Zapfen geht der Dichte der Ganglienzellenschicht durchaus parallel; in der Gegend der Ora serrata, wo fast nur Stäbchen sind, findet sich nicht einmal mehr eine zusammenhängende Schicht von Ganglienzellen. Mit den Aussengliedern der Stäbchen- und Zapfenzellen im engsten Zusammenhang steht das Mosaik platter, sechseckiger Pigmentzellen (Pigmentepithel der Netzhaut, 10), welche (in der Figur nicht dargestellte) pigmentirte Fortsätze zwischen die Aussenglieder der Stäbchen und Zapfen einsenken. Ueber den Zusammenhang der nervösen Elemente der Netzhaut hat man feststellen können, dass die Sehnervenfasern durch Vermittlung der Ganglienzellen in contactartiger Verbindung mit den Stäbchen- und Zapfen-Sehzellen stehen. Gefässe, welche von den aus der meist etwas trichterförmigen Mitte der Sehnervenpapille eintretenden Vasa centralia retinae stammen, liegen nur im inneren Theile der Netzhaut, etwa bis zur äusseren reticulären Schicht (6), hauptsächlich in der Ganglienzellenschicht (3). Von da ab bis zum Pigmentepithel (10) ist die Netzhaut gefässlos.

Erregbare Elemente der Netzhaut. Es lässt sich auf's strengste beweisen, dass die durch Licht erregbaren oder lichtempfindlichen Elemente nur in den äusseren Schichten der Netzhaut, in der Schicht der Stäbchen- und Zapfensehzellen gelegen sind. Die Eintrittsstelle des Sehnerven in die Netzhaut enthält ausser Nervenfasern keine anderen nervösen Elemente, weder Ganglienzellen noch Stäbchen- oder Zapfensehzellen. Lässt man auf sie allein Licht fallen, so entsteht keine Lichtempfindung: Mariotte's blinder Fleck (1668). Zeichnet man (Fig. 94) links ein Kreuz und rechts einen Kreis in etwa 7 Ctm.

Abstand von einander und fixirt nun bei geschlossenem linken Auge das Kreuz mit dem rechten Auge, so wird, wenn man sich mit dem Auge langsam etwa auf 25—30 Ctm. nähert, der Kreis unsichtbar. Ebenso wird umgekehrt das Kreuz unsichtbar, wenn man mit dem linken Auge den Kreis fixirt. Dass wir uns des blinden Flecks für gewöhnlich nicht bewusst werden, hat darin seinen Grund,

Fig. 94.



Blinder Fleck.

dass die Eintrittsstellen des Sehnerven in beiden Augen nicht congruent gelegen sind. In jedem Auge liegt der Sehnerveneintritt nasalwärts von der Augenaxe (vergl. Fig. 90, S. 551), somit correspondirt der blinde Fleck in dem einen Auge einer sehenden Stelle im anderen Auge.

Ferner spricht für die alleinige Erregbarkeit der Stäbchen- und Zapfensehzellen das Sichtbarwerden der Purkinje'schen Aderfigur (1819).

Führt man in einem dunklen Zimmer eine Kerze oftmals im Kreise um das Auge, so sieht man in dem schwärzlichen Schimmer, der vor den Augen schwebt, eine Figur auftauchen (dunkel auf hellem Grund), welche die grösste Aehnlichkeit mit der Figur des Gefässbaums der Netzhaut hat, indem sich von der Mitte aus ein Gefässbaum über die Fläche verbreitet. Die Deutung dieser Figur als Schattenfigur und ihre Zugehörigkeit zu den „entoptischen Erscheinungen" (S. 565) d. h. zu den Gesichtsempfindungen, welche nicht auf leuchtende Objecte der Aussenwelt, sondern auf Beschattung der Netzhaut durch Gegenstände des Augenbinnenraums zurückzuführen sind, hat H. Mueller (1855) überzeugend dargethan. Bei Bewegungen der Flamme bewegen sich auch die Schatten der Gefässe im Gesichtsfeld. Nun liegt die Gefässschicht der Retina in der Ganglienzellenschicht (Fig. 92 u. 93, 3), also vor der Stäbchen- und Zapfenschicht. Wird nun bei sonst sehr dunklem Gesichtsfeld ein Punkt der Netzhaut stark beleuchtet, so wird dieser erleuchtete Punkt eine Lichtquelle, die nach allen Seiten hin Strahlen aussendet. Liegt ein Gefäss in der Richtung dieser Strahlen, so werden letztere abgefangen, und hinter dem Gefäss entsteht ein Kernschatten. Dieser auf die hinter der Gefässschicht liegenden lichtpercipirenden

Elemente geworfene Schatten ist es nun, der uns zur Wahrnehmung kommt, indem wir uns der beschatteten, also nicht erregten und deshalb schwarz erscheinenden Netzhauttheile bewusst werden, welche der Figur des Gefässbaums entsprechend zwischen den Netzhauttheilen liegen, die durch das von der erleuchteten Netzhautstelle reflectirte Licht erregt werden. Aus der von ihm beobachteten Grösse der Verschiebung dieser Schattenfigur bei gleichfalls gemessener Verschiebung der Lichtquelle hat Mueller berechnet, dass die erregbare Schicht der Netzhaut etwa 0,2—0,3 Mm. hinter der gefässführenden Schicht liegen müsse. Es liegt nun die Stäbchen- und Zapfenschicht in der That etwa $^1/_4$ Mm. hinter der die Gefässe führenden Ganglienzellenschicht. Auch dies spricht dafür, dass die Stäbchen- und Zapfenzellen die lichtpercipirenden Elemente sind.

Die Annahme, dass die lichtempfindlichen Elemente von den Zapfen- und Stäbchensehzellen repräsentirt werden, findet ferner eine gewichtige Stütze in der Thatsache, dass die Region des gelben Flecks, in der die Zapfen dichtgedrängt stehen, die Stelle des deutlichsten Sehens ist; wir kommen hierauf noch zurück.

Endlich sprechen dafür noch die bezüglich der Sehschärfe oder des Unterscheidungsvermögens der Netzhaut gemachten Erfahrungen. Sind die percipirenden Elemente, die Zapfensehzellen, nach Art einer Mosaik angeordnet, sodass der Erregung einer jeden dieser Zellen eine bestimmte Einzelempfindung entspricht, so muss der kleinste Abstand, in welchem zwei parallele Linien oder zwei Punkte noch als getrennt erkannt werden sollen, derjenige sein, bei welchem ihre Bildpunkte eben noch auf zwei benachbarte Zapfen fallen. Ist der Abstand der Objectpunkte kleiner, sodass ihre Bildpunkte auf einen und denselben Zapfen fallen, so können sie nicht mehr als gesondert unterschieden werden. Nach vorliegenden Versuchen soll 64″ (Bogensekunden) der kleinste Winkel sein, unter dem man noch zwei parallele Linien als von einander getrennt erkennen kann. Zwei Objectpunkte aber, deren Richtungsstrahlen einen Winkel von 64″ mit einander bilden, geben auf der Netzhaut Bildpunkte von 0,0046 Mm. Abstand. Andererseits beträgt der Durchmesser eines Zapfens in der Gegend des gelben Flecks, wo die Zapfen dichtgedrängt, zu 13500 auf ein Qmm., stehen (S. 553), nach neueren Bestimmungen von Salzer, Cl. du Bois-Reymond u. A. 0,002—0,003 Mm. Also stimmt auch diese Erfahrung sehr wohl zu der Annahme, dass jeder Zapfen bei seiner Erregung eine besondere, von jeder anderen unterscheidbare Lichtempfindung vermitteln kann.

Zur Bestimmung der Sehschärfe benutzen die Augenärzte Schriftproben, welche aus Buchstaben von verschiedener Grösse bestehen, die man aus grösserer Entfernung betrachten lässt. Als Einheit der Sehschärfe gilt diejenige, bei der solche Buchstaben erkannt werden, wenn ihre Höhe unter einem Sehwinkel (S. 535 — der Winkel, den die von den äussersten Objectpunkten durch den Knotenpunkt des Auges gezogenen Richtungsstrahlen mit einander bilden) von 5′ (Bogenminuten) erscheinen. Als Maass der Seh-

schärfe dient dann der Quotient $V = \frac{d}{D}$, wobei d der Abstand (Distanz) ist, bei dem das geprüfte Auge die betreffende Schrift noch lesen kann, und D der Abstand, bei dem ihre Buchstabenhöhe eben unter einem Winkel von 5′ erscheint, also bei normaler Sehschärfe gesehen werden sollte. Die Sehschärfe ist beim 10jährigen Kinde grösser (1,1) als beim 30—40jährigen Menschen (1) und nimmt mit dem Alter stetig ab.

Da die Sehschärfe ihr anatomisches und physiologisches Substrat in den Zapfen hat und letztere in dem Maasse an Zahl abnehmen, als man sich vom gelben Fleck nach der Netzhautperipherie entfernt, muss die Sehschärfe der peripheren Netzhautpartien erheblich geringer sein, als die des gelben Flecks. Da beim deutlichen und scharfen Sehen die Bilder der Objecte stets auf den gelben Fleck fallen, wie wir sehen werden (S. 568), lässt sich die Sehschärfe an dieser Stelle direct vergleichen.

Bezüglich der Bedeutung und Leistung der Stäbchen- und Zapfenzellen lässt sich mit höchster Wahrscheinlichkeit schliessen, dass mit den Stäbchen nur Unterschiede von hell und dunkel wahrgenommen werden, mit den Zapfen auch Farben (S. 559). Nachtthiere (Eulen, Fledermäuse), ferner die in der Erde lebenden Geschöpfe und viele in Meerestiefen lebende Fische haben nur Stäbchen; für sie ist Farbenunterscheidung von geringerer Bedeutung. Farbenliebende Vögel, ferner die im hellen Sonnenschein am liebsten verweilenden Eidechsen haben überwiegend Zapfen, ebenso der Mensch gerade im gelben Fleck, wo er die Farben am schärfsten unterscheidet, nur Zapfen.

Art der Erregung der Netzhaut. Chemische Vorgänge in der Netzhaut als die Grundlage jedes Sehaktes anzunehmen, gab es seit langer Zeit zahlreiche Gründe. Erst 1876 hat Fr. Boll die folgenreiche Entdeckung gemacht, dass die Netzhaut während des Lebens tiefroth gefärbt ist, mit dem Tode aber abblasst. Kühne hat dann gefunden, dass die Netzhaut ihre rothe Farbe auch noch im ausgeschnittenen Auge stundenlang bewahrt, wenn man nur das Tageslicht von ihr fernhält. Unter dem Einfluss des Lichtes bleicht die Netzhaut schnell, wird erst chamois und dann weissgelblich, daher man sie in letzterer Farbe bei der gewöhnlichen Art der Präparation sieht. Dieser rothe Farbstoff, Sehroth oder Sehpurpur, kommt vor in allen stäbchenführenden Netzhäuten der Wirbelthiere, vom Lanzetfisch (Amphioxus lanceolatus) aufwärts bis zum Menschen (Fledermaus, Hühner und Tauben ausgenommen); ebenso auch bei unmittelbar dem Uterus entnommenen Föten und in besonders grosser Menge bei den lichtscheuen Eulen. Immer sind jedoch nur die Aussenglieder der Stäbchen roth gefärbt, niemals die der Zapfen. Dieser Sehpurpur wird durch das Licht zersetzt; damit ist der Nachweis einer rapiden photochemischen Wirkung in der Netzhaut geliefert. Auf der Netzhaut werden, wie auf einer photographischen Platte, von den leuchtenden Objecten scharfe helle Zeichnungen in der rothen Fläche entworfen. Kühne ist es auch geglückt, den Nachweis solcher substanziellen Bildchen auf der Netzhaut, „Optogramme“ zu erbringen. In

den Augen von Kaninchen und Fröschen, die er längere Zeit vor Licht geschützt und dann kurze Zeit einem leuchtenden Object (Fenster) ausgesetzt hatte, gelang es ihm, diese Optogramme durch Erhärten des schnell ausgeschnittenen Auges in Alaunlösung zu fixiren; man sieht dann auf der Netzhaut die Scheiben hell, das Fensterkreuz, wie die übrige Netzhaut roth. Allein die beim Sehen gebleichten Stäbchen sind des Purpurs nur für kurze Zeit beraubt; sie nehmen nach genügendem Dunkelaufenthalt wieder maximale Färbung an. Im lebenden Auge giebt es also regenerative, das Sehroth wiederherstellende Vorgänge, vermöge deren die durch vorherige Einwirkung des Lichtes an gewissen Stellen gebleichte und so für neue Lichteindrücke unempfindliche photographische Platte unserer Netzhaut wiederhergestellt und für neue Lichteindrücke wieder empfindlich wird. Diese Regeneration des Sehroths geschicht aus dem die Stäbchen- und Zapfenschicht einhüllenden Pigmentepithel (Schicht 10, Fig. 92, S. 552); bei starker Belichtung der Netzhaut verlängern sich nach Boll und Kühne die Fortsätze der Pigmentepithelzellen oft bis zur äusseren Grenzschicht (Fig. 92, 8), im Dunkeln dagegen werden sie eingezogen. Zieht man die Netzhaut des Frosches von der Chorioidea ab, so bleibt an letzterer meist das Pigmentepithel zurück; ist nach Verlauf einiger Zeit die Netzhaut abgeblasst und legt man sie nun auf die Chorioidea zurück, so stellt sich das Sehroth wieder her; zieht man sie wieder ab, so bleicht das Sehroth u. s. f. Es ist also der Zusammenhang der Retina mit ihrem Epithel, wodurch im Leben der stete Wiederersatz des gebleichten Sehroths bedingt wird. Wie bereits erwähnt (S. 553), ist die Retina von der äusseren reticulären Schicht ab gefässlos, während dagegen das Retinalepithel im engsten Zusammenhang mit der an Gefässen so reichen Chorioidea steht. Vermuthlich ist die durch die rege Blutcirculation ermöglichte reichliche Stoffzufuhr zum Retinalepithel für das Regerationsvermögen von Bedeutung, daher beim Warmblüter auch mit dem Erlöschen der Cirkulation die Regeneration des Sehroths sistirt.

Unter der Einwirkung des Lichtes verkürzen sich nach Engelmann die Innenglieder der Zapfen (Fig. 92, 93; S. 552, die dunkel punktirten Kegel der Schicht 9) und verlängern sich im Dunkeln wieder. Auch an den Stäbchenaussen- und -innengliedern beobachtet man auf Lichteinfall nach Angelucci und Gradenigo Bewegungserscheinungen.

Die im Dunkeln passend abgeleitete (S. 351) Netzhaut zeigt nach Holmgren, sowie Kühne und Steiner einen Ruhestrom, der bei Belichtung des Objectes eine Schwankung erleidet und zwar zuerst eine kurzdauernde positive (d. h. Zunahme des Ruhestromes), dann eine länger dauernde negative Schwankung (Abnahme des Ruhestromes event. bis zur Umkehr der Richtung desselben).

Durch jene chemische Einwirkung des Lichtes auf die Stäb-

chen werden die mit letzteren in Verbindung stehenden Sehnervenfasern chemisch, durch die Bewegungen innerhalb der Stäbchen- und Zapfenglieder die zugehörigen Nervenfasern mechanisch erregt.

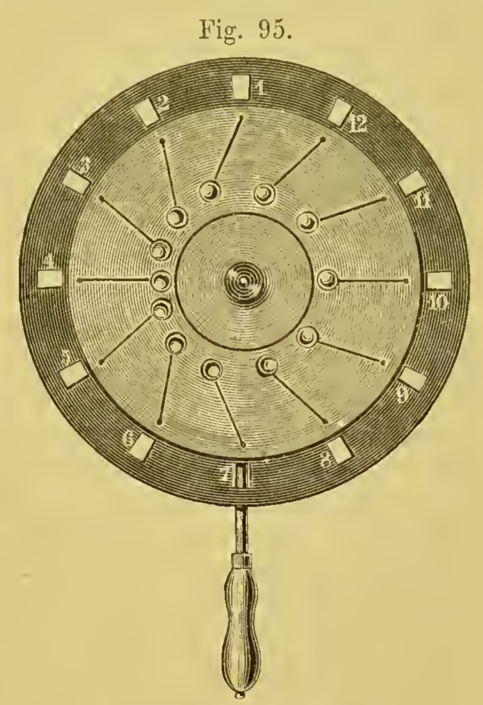
Zeitlicher Verlauf der Netzhauterregung. Wie bei jeder Nervenerregung (S. 402) verstreicht zunächst eine gewisse Zeit von dem Augenblick, wo der Reiz zu wirken anfängt, bis zu dem, wo ein genügender Erregungsgrad erreicht wird; auch kommen die Nervenmoleküle, einmal in Bewegung gesetzt, nicht momentan zur Ruhe, wenn der Reiz aufhört. Jenes, gewissermassen das Stadium der latenten Netzhautreizung, bezeichnet man nach A. Fick als „Anklingen", die Nachwirkung der Reizung als „Abklingen der Lichtempfindung". Auf letzterem beruhen die sog. Nachbilder. Fixirt man ein helles Object eine Zeit lang und schliesst dann die Augen plötzlich, so dauert die Erregung in den gereizten Netzhautelementen noch an, und man hat so Lichtempfindungen, deren nach aussen projicirte scheinbare Ursache das „positive Nachbild" des hellen Objectes heisst. Ebenso beruht auf dem Abklingen der Lichtempfindung die Erscheinung, dass discontinuirliche intermittirende Erregungen der Netzhaut, wenn sie nur mit einer gewissen Geschwindigkeit vor sich gehen (zwischen je zweien darf nur $^1/_{30}$ Sec. verfliessen), sich zu einer gemeinsamen Empfindung summiren und den Eindruck einer continuirlichen Erregung machen; so erscheint eine glühende Kohle, wenn sie schnell im Kreise herumgedreht wird, als feuriger Kreis. Bei hinreichender Intensität des Lichteindrucks bedarf es nur einer ausserordentlich kurzen Einwirkungsdauer, um eine Gesichtsempfindung zu erhalten; so sehen wir den electrischen Funken, obwohl dessen Dauer nach Wheatstone nur ein Millionstel einer Secunde beträgt. Wirkt die Reizung der Netzhaut sehr energisch oder andauernd, so lässt die Intensität der Empfindung allmälig nach. Bei andauernder Fixation erscheint eine helle Fläche allmälig immer weniger und weniger hell, die Netzhaut „ermüdet", wie man sagt; gönnt man ihr nur kurze Zeit Ruhe, so stellt sich ihre Erregbarkeit wieder vollständig her. Häufig hat man nach einem positiven Nachbild noch ein anderes, in welchem alle vorher hellen Stellen nunmehr dunkel erscheinen und umgekehrt, „negatives Nachbild"; die Entstehung desselben ist darauf zurückzuführen, dass die zuerst gereizten Stellen, welche die Empfindung des Hell vermittelt haben, infolge der langen Lichteinwirkung allmälig ermüden, daher entsprechend den vorher hellen Stellen nun dunkle im Gesichtsfelde auftreten.

Die Nachbilder spielen beim Sehen eine sehr grosse Rolle, obwohl wir uns ihrer für gewöhnlich kaum bewusst werden. Bieten sie sich uns räumlich und zeitlich und in einer gewissen Reihenfolge, so ergänzen sie einander in sehr eigenthümlicher Weise, worauf das Phänakistiskop von Plateau, das Thaumatrop von Paris und Stampfer's stroboskopische Scheibe (Fig. 95) beruhen. Werden eine Anzahl Bilder, welche die verschiedenen Phasen eines periodischen Vorganges, z. B. Laufen,

Tanzen, Reiten, Springen, Turnen, die Pendelschwingung u. s. f. darstellen, in der richtigen Reihenfolge nach einander so schnell dem Auge vorgeführt, dass das Nachbild der einen Bewegungsphase noch besteht, während die Netzhaut bereits von dem Eindruck der nächstfolgenden Phase getroffen wird, so glaubt man den Ablauf der Bewegung zu sehen.

Das Stroboskop besteht aus einer Scheibe von ca. 20 Ctm. Durchmesser, die um eine horizontale Axe in Rotation versetzt werden kann; am Rande dieser Scheibe befinden sich eine Reihe von in gleichen Abständen auf einander folgenden Oeffnungen. Innerhalb des mit den 12 Löchern versehenen Ringes ist eine kleinere bemalte Scheibe befestigt, auf welcher z. B. die 12 verschiedenen Phasen einer Pendelschwingung abgebildet sind. Der Apparat wird nun so vor einen Spiegel gehalten, dass die bemalte Fläche dem Spiegel zugekehrt ist und man durch eine Oeffnung, z. B. die oberste, das Bild der bemalten Scheibe im Spiegel sieht. Rotirt die Scheibe, so geht eine Oeffnung nach der anderen vor dem Auge vorüber; man erblickt sehr schnell nach einander an derselben Stelle die verschiedenen Schwingungszustände des Pendels und erhält vermöge der Nachwirkung den Eindruck, als ob man das Pendel wirklich oscilliren sähe.

Fig. 95.



Stroboskopische Scheibe.

Qualität und Quantität der Lichtempfindung. Die Endapparate des Sehnerven werden durch das Licht erregt, also durch die Undulationen des Aethers. Wie bei jeder Wellenbewegung unterscheidet man auch an den Wellen des Lichtäthers Länge und Höhe, letztere besser Elongation oder Schwingungsamplitude genannt. Von der Grösse der Amplitude hängt die Stärke oder Intensität des Lichtes ab, von der Wellenlänge die Qualität der Lichtempfindung. Diese bezeichnet die Physik nach ihrem physiologischen Effect, d. h. nach der Art der Empfindung, welche die betreffende Lichtwelle erzeugt, als Aetherwellen verschiedener Farbe oder als rothes, blaues u. s. w. Licht.

Die Intensität ist bei gleicher Schwingungsamplitude der Lichtwellen abhängig von dem Erregbarkeitszustande der Netzhaut; sie ist, wenn längere Zeit keine Erregung durch das Licht stattgefunden, wenn die Netzhaut ausgeruht ist, grösser, als wenn die Netzhaut lange belichtet gewesen. Den höchsten Grad der Lichtintensität bezeichnet man als „Blendung"; gegen diese auf's höchste

gesteigerte Erregung suchen sich die Thiere durch willkürlichen Lidschluss zu schützen. Das Auge ist nur im Stande, Differenzen der Lichtintensität zu unterscheiden, nicht die absolute Grösse, eine Erscheinung, die in gleicher Weise bei allen Sinnen wiederkehrt, wo eine derartige Prüfung möglich ist. Das Auge ist nur ein relatives Photometer. Die kleinste unterscheidbare Beleuchtung hat Fechner „die Reizschwelle" genannt; wahrnehmbar sind nur Lichtintensitäten, die über die Reizschwelle hinausgehen. Wird die obere Grenze der für die Netzhaut erträglichen Lichtintensität überschritten, so tritt Blendung ein.

Das scheinbar homogene Sonnenlicht ist, wie schon oben berührt (S. 546), eine Mischung aller farbigen Wellenarten. Die gleichzeitige Einwirkung aller darin enthaltenen Wellen auf den Sehnerven erzeugt die Empfindung des „Weiss". Lässt man einen Sonnenstrahl durch einen engen Spalt in ein verdunkeltes Zimmer eintreten und durch ein Prisma gehen, so sieht man auf einem in passender Entfernung hinter dem Prisma aufgestellten weissen Schirm den scheinbar homogenen Sonnenstrahl in eine Reihe von Farben „Spectralfarben" zerlegt, und zwar von der am schwächsten zu der am stärksten gebrochenen in der Reihenfolge: Roth, orange, gelb, grün, cyanblau, indigblau, violett.

Die einzelnen Spectralfarben unterscheiden sich einzig und allein durch die Wellenlänge der Lichtschwingungen; die Wellenlänge nimmt vom rothen zum violetten Ende ab. Da nun das Licht sich mit gleichförmiger Geschwindigkeit fortpflanzt, macht das violette mehr Schwingungen in derselben Zeit als das rothe, das erstere ungefähr 728 Billionen, das letztere 437 Billionen Schwingungen in der Secunde. Jenseits des rothen und violetten Lichtes, wo das Auge nichts mehr sieht, ist das Spectrum keineswegs zu Ende. Mittels thermoskopischer Apparate kann man nachweisen, dass die am meisten wärmenden, thermischen Strahlen jenseits des rothen Endes des Spectrums liegen, die sog. ultrarothen Strahlen, und mittels lichtempfindlichen (Chlor-, Bromsilber-) Papiers, dass die am stärksten chemisch wirksamen jenseits des violetten Endes liegen, die sog. ultravioletten Strahlen. Da die ultrarothen Strahlen nach Aschkinass auf dem Wege durch die brechenden Medien des Auges von diesen nicht absorbirt werden, muss man annehmen, dass sie die Netzhaut zu erregen nicht fähig sind. v. Helmholtz ist es gelungen, zu zeigen, dass für das ultraviolette Licht auch unser Auge empfindlich ist; nach Abblendung aller übrigen Strahlen konnte er noch einen silbergrauen Schimmer hinter dem violetten Ende des Spectrums erkennen, und dieser graue Schimmer ist der Ausdruck der sichtbaren ultravioletten Strahlen, deren Intensität etwa 1200mal geringer sein soll als die des violetten Lichtes an der Grenze der Sichtbarkeit. Man kann die ultravioletten Strahlen nach Donders auch dadurch sichtbar machen, dass man sie durch eine Chininlösung gehen lässt; dadurch wird das Chinin selbstleuchtend, es fluorescirt bläulich. Die Fähigkeit des Auges, Helligkeitsunterschiede (photometrisch gemessen) zu erkennen, geht bei weissem Licht nicht so weit als bei gelbem und grünem, aber weiter als bei blauem und rothem.

Farbenmischung. Alle Farben, sowohl die natürlich vorkommenden als die künstlich hergestellten lassen sich aus den Farben des Sonnenspectrums zusammensetzen. Aus der Mischung aller Farben in dem Verhältniss, wie sie im Spectrum vorkommen, entsteht das weisse Licht. Unter einer „gesättigten Farbe" versteht man eine solche, welche gar kein Weiss enthält. Eine gesättigte Farbe mit einer anderen ebenfalls gesättigten Farbe gemischt bringt entweder Farbenempfindungen hervor, die im Spectrum noch nicht enthalten sind, oder solche, die im Spectrum schon enthalten sind und Mischfarben heissen. Zur Untersuchung der gemischten Farben bedient man sich nach Maxwell sog. Farbenkreisel, Scheiben, deren einzelne Sectoren mit verschiedenen Farben bemalt sind und die in schnelle Rotation versetzt werden. Das Auge erhält dann die Eindrücke dieser Farben so schnell hinter einander, dass sie vermöge der Nachwirkung des Lichteindruckes (S. 558) zu einer gemeinsamen Empfindung verschmelzen „subjective Lichtmischung." Roth und Violett mit einander vermischt erzeugen Purpur, das sich nach dem Roth wie Violett hin verschieden abstufen lässt. Man findet unter den Spectralfarben verschiedene Farben, welche, obschon sie selbst kein Weiss enthalten, mit einander vermischt Weiss geben, so Roth und Grün (Grünblau), Orange und Cyanblau, Gelb und Indigblau, Grüngelb und Violett. Solche Farbenpaare, die mit einander vermischt Weiss geben, nennt man Complementärfarben, indem die eine die andere zu Weiss ergänzt. Die drei Farben: Roth, Grün und Violett nimmt man in der Regel als die Grundfarben an, weil es die Einzigen sind, welche im richtigen Verhältniss gemischt ein reines Weiss geben; häufig erscheint dies Weiss wegen der ungenügenden Helligkeit der angewendeten Farben mehr weniger grau. Alle übrigen Farben erzeugen, mit einander vermischt, eine Mischfarbe, die nicht weiss und nicht purpurn ist. Die Farbencombination complementärer Farben hat für unser Auge etwas Wohlthuendes, Harmonisches. Alle Farben nehmen, wenn sie lichtschwach sind, nach v. Helmholtz eigenthümliche Farbentöne an, die auf Grund ihrer weiten Verbreitung in der Natur von Bedeutung sind. Ein lichtschwaches Weiss erzeugt den Eindruck von Grau, ein sehr lichtschwaches Gelb den von Braun, ein sehr lichtschwaches Roth den von Braunroth, ein sehr lichtschwaches Grün den von Olivgrün.

Ob auch die Thiere die Farben in gleicher Weise wie die Menschen zu unterscheiden vermögen, ist nicht ermittelt; nur so viel lässt sich aussagen, dass die Thiere ein Unterscheidungsvermögen für verschiedene Farben besitzen und manche bald durch diese, bald durch jene Farbe unangenehm afficirt und dadurch sogar in Aufregung versetzt werden, so Hunde durch recht bunt bemalte Gegenstände, Bullen beim Anblick grell rother Gegenstände u. A. m.

Theorie der Farbenempfindungen. Nach einer zuerst von Thomas Young (1807) aufgestellten und von v. Helmholtz

(1862) weiter ausgebildeten Theorie stellt man sich vor, dass mit jedem Feldchen des Netzhautmosaiks, dessen Erregung einer bestimmten Einzelempfindung entspricht (S. 555), also mit jeder Zapfenzelle verschiedene farbenempfindende Nervenfasern in Verbindung stehen, welche durch die verschiedenen im Spretrum vertretenen Lichtschwingungen in verschiedener Weise erregt werden. Es genügt, entsprechend den erwähnten drei Grundfarben: Roth, Grün, Violett, drei farbenempfindende Nervenfasern, also rothempfindende, grünempfindende und violettempfindende Fasern anzunehmen. Werden alle drei Fasergattungen gleichmässig erregt, so entsteht die Empfindung des Weiss. Wird die Netzhaut von rothem Licht getroffen, so werden vorzugsweise die rothempfindenden Fasern erregt, bei grünem Licht vorzugsweise die grünempfindenden und bei violettem Licht vorzugsweise die violettempfindenden Fasern. Wie durch Mischung zweier dieser Grundfarben in verschiedenem Verhältniss sich die anderen Farben herstellen lassen, ebenso kommt die Empfindung der übrigen Farben ausser den Grundfarben dadurch zu Stande, dass die Erregung dieser drei grundempfindenden Nervenfasern in ungleicher Stärke stattfindet, sich mit einander zur Empfindung der entsprechenden Mischfarbe combinirt. Dem Ruhezustand der Netzhaut entspricht die Empfindung „Schwarz"; bei stetig abnehmender Helligkeit geht das Weiss durch Grau allmälig in Schwarz über.

Die rothempfindenden Elemente sind in der Netzhaut nicht überall vorhanden und scheinen am äussersten Rande der Netzhaut, nach der Ora serrata hin, zu fehlen. Denn hält man ein rothes Object, z. B. eine Stange Siegellack, in senkrechter Richtung seitwärts hinter dem Gesichtsfeld und bringt es, während das Auge geradeaus blickt, langsam nach vorn, bis es eben am äusseren (temporalen) Rande des Gesichtsfeldes bemerkbar wird, so erscheint es schwarz und wird erst als roth erkannt, wenn man es weiter nasalwärts bewegt. Roth und Blau erkennt man immerhin noch weiter im Gesichtsfeld als Grün und Violett. Pathologisch kann sich dieser Zustand mangelnder Rothempfindlichkeit, wie er normal an der Netzhautperipherie besteht, über die ganze Netzhaut ausbreiten und führt dann zur Rothblindheit (von Dalton [1798] zuerst studirt und daher auch als „Daltonismus" bezeichnet), die etwa bei 4 pCt. der Menschen sich findet und zwar seltsamer Weise bei Männern fast 100 mal häufiger als bei Weibern. Solche Individuen verwechseln Roth mit Grün und Braun, Rosaroth mit Blau; im Spectrum unterscheiden sie hauptsächlich Gelb und Blau und, da sie das Roth nicht sehen, erscheint ihnen das Spectrum verkürzt. Sehr selten ist Violettblindheit als dauernder Zustand.

Die Prüfung auf Rothblindheit ist deshalb wichtig, weil solche Farbenblinde weder für den Eisenbahn- noch Seedienst brauchbar sind, da sie die rothen und grünen Signallichter verwechseln. Die zu prüfenden Individuen lässt man farbige Papiere oder Wollfäden sortiren; Farbenblindheit gibt sich so durch die eben geschilderten Farbenverwechselungen zu erkennen.

An jeden Zapfen treten je drei Nervenfasern heran, von denen jede durch Licht von bestimmter Wellenlänge erregt wird;

nur vom weissen Licht werden alle drei Fasergattungen gleichmässig erregt. Das Sehen verschiedener Farben besteht also in nichts Anderem als in der Erregung jener verschiedenen Fasergattungen des Sehnerven. Die Erregung der peripheren Enden der Sehnervenfasern hat nur darin etwas Specifisches, dass sie vermöge eigenthümlich entwickelter Endorgane durch die Lichtwellen des Aethers erfolgt; diese bilden den adäquaten Reiz.

Subjective Gesichtsempfindungen auf Reizung des Sehnerven und der Netzhaut. Die Retina selbst wie der Sehnervenstamm können auch durch anderweitige mechanische oder electrische Reize erregt werden, und diese Erregung hat dann Gesichtsempfindungen zur Folge. Ein örtlich beschränkter Druck erzeugt eine beschränkte Lichterscheinung, ein Druckbild oder Phosphen.

Uebt man an einer beliebigen circumscripten Stelle des Bulbusumfanges einen Druck aus, so sieht man einen Lichtblitz, einen feurigen Kreis auftauchen (Newton's Druckfigur). Uebt man im Dunkeln einen Druck auf den ganzen Bulbus gleichmässig aus, so hat man den prachtvollsten blendendsten Farbeneindruck; beim Schlagen in's Auge sieht man Funken sprühen. Wirft man im Dunkeln die Augen mit Lebhaftigkeit seitwärts, so sieht man zwei Kometenschweife im Sehfeld; das rührt daher, dass die Sehnerven, die nasalwärts von der Augenaxe angeheftet sind, bei starker Rotation der Bulbi temporalwärts gewissermaassen zu kurz sind und daher eine Zerrung erleiden, deren Folge die Lichterscheinung ist. Aehnliche plötzliche lebhafte Licht- und Farbenempfindungen haben Individuen, denen bei der Ausschälung des unheilbar kranken Auges der Sehnerv durchschnitten wird. Bei geschlossenen Augenlidern sieht man in dem dunklen Gesichtsfeld eine äusserst schwache unregelmässige Erleuchtung mit einzelnen wandelnden helleren Lichtflecken oder Lichtstreifen auftreten, das sog. Eigenlicht der Netzhaut, wahrscheinlich bedingt durch die intraoculare Spannung (S. 579), die einen fortwährenden Druck und damit eine leichte mechanische Reizung auf die Netzhaut ausübt.

Volta beobachtete zuerst das subjective Augenleuchten auf electrischen Reiz. Bei in dem Sehnerven aufsteigendem Strom sieht man nach Ritter und Purkinje an der Stelle, welche dem Sehnerveneintritt entspricht, eine hellviolette Scheibe, am hinteren Augenpol einen rautenförmigen dunklen Fleck von einem ebenfalls rautenförmigen gelben Lichtsaum umgeben, in einiger Entfernung davon durch einen dunklen Zwischenraum getrennt noch ein weniger intensives gelbes rautenförmiges Band und endlich an den Grenzen des Sehfeldes einen schwach hellvioletten Schein; bei im Sehnerven absteigendem Strom sieht man die entsprechenden Complementärfarben, es kehren sich die Licht- und Schattenpartien um. Diese Erscheinung hat man während der Dauer des Stromes; beim Schliessen und Oeffnen des Stromes flackert ein hellerer Blitz auf. Bei Reizung mit Inductionsströmen oder mit Entladungsschlägen einer Leydener Flasche treten ebenfalls subjective Lichterscheinungen auf.

Sehsphäre des Hirns. Es können sich nicht etwa die Lichtwellen zum Gehirn fortpflanzen, sondern nur der dem Nerven eigenthümliche Process der Erregung. Auch der Vorgang der Leitung im Nervenstamm ist durchaus der nämliche, wie bei allen anderen Nerven; er erfolgt nach dem Gesetz der isolirten Leitung (S. 402) ausschliesslich in der Bahn der erregten Nervenfaser bis hinauf nach dem Centrum im Gehirn, wo die Erregung des Sehnerven in eine Gesichtsempfindung umgesetzt wird. Rein centrale Erregung dieses Centrums im Gehirn, sei es im Traum oder bei Hirnkrankheiten oder durch veränderte Blutmischung (Fieberzustand) kann, auch ohne dass ein Licht- oder Farbeneindruck von aussen statthat, subjective Licht- und Farbenempfindung, sog. Gesichtshallucinationen oder Phantasmen, zur Folge haben. Beim Hunde und Affen liegt, wie uns bereits bekannt (S. 451), die sog. Sehsphäre in der Convexität des Hinterhauptlappens. Nach möglichst vollständiger Zerstörung dieser Hirnrindenpartie beiderseits benehmen sich die Thiere, als wären alle Gesichtswahrnehmungen erloschen („totale Rindenblindheit“). Pathologische Beobachtungen lehren, dass auch beim Menschen die Sehsphäre im Hinterhauptslappen gelegen ist. Die meisten Säugethiere bis auf das Kaninchen herab zeigen eine Beziehung jeder der beiden Netzhäute zu beiden Sehsphären im Hirn, aber bei verschiedenen Thieren ist dies in verschiedenem Grade der Fall. Es findet im Chiasma nn. opticorum nur eine unvollständige Faserkreuzung statt. Das ungekreuzte Faserbündel ist desto grösser, je näher die Thiere dem Menschen kommen (Affe, Hund), doch ist selbst beim Menschen das ungekreuzte Faserbündel noch kleiner als das gekreuzte. Beim Hunde steht jede Netzhaut zum grössten Theil mit der gegenseitigen Sehsphäre und nur zu einem kleinen Theil, nämlich mit ihrer äussersten lateralen Partie mit der gleichseitigen Sehsphäre in Verbindung; etwas grösser ist der mit der gleichseitigen Sehsphäre verbundene Netzhautabschnitt beim Affen und noch grösser beim Menschen. Beim Kaninchen findet sich nur eine ganz geringe Zahl ungekreuzter Fasern. Eine vollständige Kreuzung der Faserbündel hat nur bei den Einhufern (Pferd, Esel) und bei den Vögeln statt. Exstirpation einer Sehsphäre bei Säugethieren hat daher theilweise Blindheit auf beiden Augen zur Folge, und zwar erweist sich die laterale Partie des gleichseitigen und die mediale Partie des gegenseitigen Auges blind, es besteht sog. doppelseitige Hemiopie oder Hemianopsie (Halbblindheit). Ferner hat H. Munk die bedeutsame Erfahrung gemacht, dass, wie jedem Punkt eines sichtbaren Objectes auf der Netzhaut ein bestimmter Bildpunkt entspricht, in gleicher Weise ein jeder Punkt der Netzhaut zu einem bestimmten Punkt der Sehsphäre in der Hirnrinde in Beziehung steht, sodass gewissermaassen eine Projection der Netzhaut auf die Hirnrinde der Sehsphäre statthat. Mit dem Nachweis einer solchen Beziehung jedes Netzhauttheiles zu einem bestimmten Theil der Sehsphäre ist das anatomische

Substrat für die Localzeichen der Gesichtsempfindungen (rechts, links, oben, unten), den sog. Ortssinn der Netzhaut geliefert.

Farbige Nachbilder. Wie infolge des nur allmäligen Abklingens der Netzhauterregung sich Nachbilder einstellen, so treten, wenn intensives und länger andauerndes farbiges Licht die Netzhaut reizt, auch farbige Nachbilder auf, und zwar ist das Nachbild, das auf einfacher Nachwirkung der Erregung beruht, mit dem Object gleichfarbig „positiv". Häufig erscheint das Nachbild in der complementären Farbe des Objectes, besonders wenn wir z. B. nach langem Anschauen eines farbigen Objectes unseren Blick auf eine weisse Fläche richten. Solche Nachbilder bezeichnet man als „negative". Sie kommen dadurch zu Stande, dass die durch die primäre Farbe angesprochenen Netzhautelemente ermüden; wenn alsdann weisses Licht einwirkt, also alle drei grundempfindenden Fasern in gleicher Stärke erregt werden, so greift dieser Reiz vorwiegend die beiden anderen, primär nicht erregten grundempfindenden Fasern an, daher nun die Complementärfarbe hervortritt. Auch sehr intensives weisses Licht lässt farbige Nachbilder auftreten, nur dass hier die Farben in ziemlich regelmässiger Folge mit einander abwechseln, das sog. „Abklingen der Farben", das vermuthlich darauf beruht, dass die Nachwirkung der grundempfindenden Fasern verschieden lange anhält. Die negativen farbigen Nachbilder bezeichnet man wohl auch als „successiven Contrast".

Unter Irradiation des Lichts versteht man die Farbenzerstreuung, die an den Rändern heller Gegenstände statthat und die zur Folge hat, dass uns helle Objecte, z. B. ein weisses Quadrat, auf dunklem Grunde grösser erscheint, als ebenso grosse dunkle Objecte, z. B. ein schwarzes Quadrat, auf hellem Grund. Dass diese Erscheinung auf einer Ausbreitung des Lichteindrucks beruht, indem die Erregung der Netzhaut gewissermaassen über die Grenzen der direct erregten Partie hinübergreift, wird dadurch widerlegt, dass solche Irradiationen bei Benutzung passender Gläser fortfallen. Nach v. Helmholtz beruht die Erscheinung auf ungenügender Accomodation, daher die Bilder am Rande in Zerstreuungskreisen, also mit verwaschenen Rändern erscheinen, und diese Zerstreuungskreise haben zur Folge, dass am Rande eines hellen Netzhautbildes sich das Licht über den Bildrand hinaus verbreitet. Aus eben demselben Grunde erscheinen enge Löcher oder Spalten, wenn sie erleuchtet werden, grösser als sie in Wirklichkeit sind.

Entoptische Erscheinungen. Man versteht darunter Gesichtsempfindungen, welche nicht auf leuchtende Objecte der Aussenwelt, sondern auf Beschattung der Netzhaut durch Gegenstände des Augeninnern zurückzuführen sind. Eine derselben, die Purkinje'sche Aderfigur, kennen wir bereits (S. 554). Wie es dort die von den Blutgefässen der erleuchteten Netzhaut auf die dahinter liegende Stäbchen- und Zapfenschicht geworfene Schattenfigur ist, welche uns inmitten der übrigen erleuchteten Netzhaut zur Wahrnehmung kommt, so können ebenso andere Undurchsichtigkeiten der Augenmedien von der Hornhaut bis zum Glaskörper durch den von ihnen auf die Netzhaut geworfenen Schatten zu entoptischen Erscheinungen führen. Am bekanntesten sind in dieser Hinsicht die sog. fliegenden Mücken, Mouches volantes, schwarze fadenförmige und rosenkranzähnliche Figuren von den mannigfachsten Formen, welche theils mit dem Auge, theils unabhängig von ihm sich auf- und ab-

bewegen und dabei ihre Gestalt ändern. Sie beruhen auf Undurchsichtigkeiten des Glaskörpers und haben möglicher Weise in den Resten der embryonalen Capillargefässe des Glaskörpers, die nach der Geburt obliteriren, ihren Grund. Störend machen sich diese entoptischen Erscheinungen besonders beim Microscopiren geltend, doch wird man ihrer auch beim Sehen gegen eine helle Fläche oder den bedeckten Himmel gewahr. Sehr interessant ist auch die Erkennung des Blutkreislaufs in der eigenen Netzhaut. Blickt man starr (accomodationslos) nach einer hellen Fläche oder noch besser durch ein blaues Glas nach dem hellen Himmel, so sieht man kleine punktförmige Körperchen, die sich in eigenthümlich gewundenen Bahnen schnell bewegen. Wahrscheinlich sind es die von den Blutkörpern in den Capillaren der inneren granulirten Schicht (Fig. 92, 4, S. 552) auf die dahinter gelegene Stäbchen- und Zapfenschicht geworfenen, ihren Ort schnell wechselnden Schatten, die uns zur Wahrnehmung gelangen.

Gesichtswahrnehmungen.

Projection der Gesichtsempfindungen nach aussen. Ein jeder Netzhauttheil steht zu einem bestimmten Theil der Sehsphäre in der Hirnrinde in Beziehung (S. 564). So kommt es, dass zugleich mit jeder Gesichtsempfindung und unablöslich von ihr gewissermaassen das auf der belichteten Netzhautstelle entworfene Bild uns zum Bewusstsein gelangt. Nun lehren uns aber tausendfältige von Jugend auf gemachte Erfahrungen, unterstützt durch die Controle anderer Sinnesempfindungen, insbesondere der Gefühlsempfindungen der Haut (Tasten), dass jedesmal, wenn wir eine Gesichtsempfindung erhalten, dieselbe hervorgerufen wird durch ausserhalb unseres Auges befindliche Objecte. Umgekehrt schliessen wir nun, dass, wenn eine solche Empfindung zu Stande kommt, die Ursache derselben ausserhalb unserer Körpers gelegen ist, und so wird durch die Macht der Erfahrung und Gewohnheit jeder Gesichtseindruck von uns unwillkürlich nach aussen verlegt, peripher localisirt (S. 497). Da jeder Punkt der Sehsphäre einem bestimmten Netzhautpunkt entspricht, so projicirt gewissermaassen jeder Punkt der Netzhaut seinen Bildpunkt nach aussen, und zwar jedesmal in die Verlängerung der Richtungslinien (Sehstrahlen) des Netzhautbildes. Als solche bezeichnet man (S. 535) diejenige Linie, welche vom leuchtenden Punkt durch den Knotenpunkt des Auges nach der Netzhaut zieht. Die Projection erfolgt durch den Knotenpunkt des Auges hindurch nach aussen in die Richtung des Lichteindrucks, und daher sehen wir auch die Gegenstände aufrecht, obwohl die Bilder auf der Netzhaut umgekehrt sind. Vermöge dieser Macht der Gewohnheit werden auch subjective Gesichtsempfindungen, die entoptischen Erscheinungen (S. 565), ferner die Gesichtsempfindungen, welche durch mechanische oder electrische Reizung der Netzhaut oder des Sehnerven zu Stande kommen, sowie die durch centrale Erregung des Sehcentrums im Hirn (Hallucinationen, Phantasmen [S. 564]) hervorgerufenen Gesichtsempfindungen objectivirt, nach

aussen verlegt. Als Gesichtsfeld bezeichnet man diejenige vor unseren Augen gelegene Ebene, in welche hinein wir die durch Lichteindrücke hervorgerufenen Gesichtsempfindungen projiciren. Finden keine Lichteindrücke statt, so erscheint uns das Gesichtsfeld schwarz (S. 562).

Augenbewegungen. Für die Schätzung und Deutung der Gesichtswahrnehmungen im Raum kommen in erster Linie die Augenbewegungen in Betracht. Der Augapfel, den wir annähernd einer Kugel gleichsetzen können, besitzt eine sehr grosse Beweglichkeit innerhalb der kegelförmigen oder pyramidalen Augenhöhle. In ein reiches Fettpolster gehüllt, kann er sich durch Contraction der sich an ihn anheftenden Augenmuskeln, wie eine Kugel in der Pfanne, in allen drei Dimensionen bewegen, und diese Beweglichkeit findet nur ihre Hemmung in den Widerständen, die durch die Spannung der antagonistischen Muskeln und durch die Dehnung des an den Augapfel angehefteten Sehnervenstammes gesetzt werden. Zum besseren Verständniss der Bewegungen denken wir uns in das Auge hinein ein festes Coordinatensystem gelegt. Unter der (optischen) Augenaxe oder Drehungsaxe des Auges versteht man (S. 532) diejenige Gerade, welche vom Scheitel der Hornhaut durch den Knotenpunkt zum Augenhintergrund, etwas auf- und medianwärts von der Fovea centralis zieht; sie bildet zugleich die Axe des centrirten optischen Systems der brechenden Flächen des Auges; ihre Endpunkte an der Hornhaut und am Augenhintergrund heissen die Pole; die durch die Augenaxe gelegte Ebene heisst Meridianebene und der dieser Ebene entsprechende grösste Kreis: Meridian. Die im Mittelpunkt der Augenaxe auf ihr senkrecht, also bei sagittal und parallel gedachten Augenaxen frontal gelegte Ebene heisst Aequatorialebene und der ihr entsprechende grösste Kreis: Aequator. Der verticale Durchmesser des Aequators heisst Höhenaxe und der horizontale die Queraxe des Auges. Die Sehaxe, die Richtungslinie des Hauptstrahls eines fixirten Punktes, welche von der Fovea centralis durch den Knotenpunkt nach der Hornhaut zieht, bildet mit der Augenaxe einen Winkel von 4—5°. Der Drehpunkt des Auges liegt nach Donders auf der Augenaxe etwa 13,6 Mm. vom Hornhautscheitel entfernt, also 2,2 Mm. über den Mittelpunkt des Auges hinaus. Da der fixirte Punkt auch Blickpunkt heisst, so bezeichnet man die Verbindungslinie zwischen Blickpunkt und Drehpunkt, also die Gerade, die von dem fixirten Punkt durch den Drehpunkt nach der Fovea centralis geht, als Blicklinie und die durch die Blicklinie gedachte Ebene als Blickebene.

Stehen beide Augenaxen parallel und sagittal, sodass die Queraxen in einer geraden Linie liegen, so haben wir diejenige Stellung, von der aus wir Bewegungen machen können, ohne dass eine Drehung der Augen um ihre Sehaxen erfolgt, deshalb heisst sie auch Primärstellung der Augen. Aus dieser Stellung kommen ohne Veränderung der Blickebene durch einfache Drehung um die

Höhenaxe die seitlichen Abweichungen der Augen lateral- oder medianwärts (Convergenz- und Divergenzbewegungen der Sehaxen) zu Stande, ebenso durch Drehung um die Queraxe die Erhebung und Senkung der Blicklinie. Man bezeichnet diese Bewegungen um die Höhen- und Queraxe als Secundärstellung der Augen. Geschehen mit den Drehungen um die Axen der Aequatorialebene zugleich Drehungen um die Sehaxe im Sinne des Uhrzeigers oder in entgegengesetzter Richtung, also Veränderungen der Blickebene, so sind dies die Tertiärstellungen. Man bezeichnet diese Drehungen um die Sehaxe auch als „Raddrehungen."

Die Augenmuskeln, welche mit Ausnahme des Obliq. inf. an der Spitze der pyramidalen Augenhöhle rings um das Foramen opticum entspringen und sich an die Sclerotica 7—8 Mm. vom Hornhautrand entfernt ansetzen, bilden drei Paare antagonistischer Muskeln, und zwar M. rectus sup. und inf., obliquus sup. und inf., rectus int. und ext. Wegen ihres schrägen Verlaufs von ihrem Ursprung am Sehloch zum Augapfel dreht der Rectus sup. den Bulbus oder, was deutlicher und direct zu beobachten ist, den Hornhautscheitel nach oben und innen (nasalwärts), der Rectus inf. nach unten und innen. Der Obliq. inf. wickelt sich, das Auge von innen und unten nach oben und aussen umgreifend, beinahe um das Auge herum; er dreht das Auge nach oben und aussen (temporalwärts), der Obliq. sup., dessen Sehne erst durch die Rolle am oberen nasalen Augenhöhlenwinkel tritt und dann schief nach hinten und aussen verläuft, nach unten und aussen. Der Rectus ext. dreht das Auge rein nach aussen, der Rectus int., der sich etwas näher dem Hornhautrand ansetzt, rein nach innen. Daraus folgt, dass zur senkrechten Erhebung der Blicklinie der Rect. sup. und Obliq. inf. und zur senkrechten Senkung Rect. inf. und Obliq. sup. zusammenwirken müssen. Die seitlichen Abweichungen der Blicklinie nasal- resp. temporalwärts bewerkstelligt der Rectus int. bezw. ext.

Directes Sehen. Wollen wir ein Object möglichst scharf sehen „fixiren", so wenden wir unwillkürlich die Augen so, dass die Netzhautbildchen auf die gelben Flecke (Fovea centralis) fallen; man kann sich davon bei einem ein Object scharf fixirenden Auge durch Betrachtung desselben mit dem Augenspiegel überzeugen (S. 550). Beim Fixiren eines Gegenstandes schneiden sich beide Sehaxen in dem Fixationspunkt; der so von den Sehaxen gebildete Winkel heisst Convergenzwinkel. Derselbe wird um so kleiner, je entfernter der Gegenstand ist. Blickt man in unendliche Ferne, so stehen die Sehaxen parallel, der Convergenzwinkel ist = 0. Die Accommodation des Auges hält gleichen Schritt mit dem Convergenzwinkel. Beim Fixiren stellen wir nicht allein die Sehaxen so, dass das Object sich auf beiden gelben Flecken abbildet, sondern wir accommodiren zugleich so, dass das Object ein deutliches Bild auf dem gelben Fleck entwirft; es besteht somit zwischen dem Rectus int. und ext., die den Convergenzwinkel beherrschen, in-

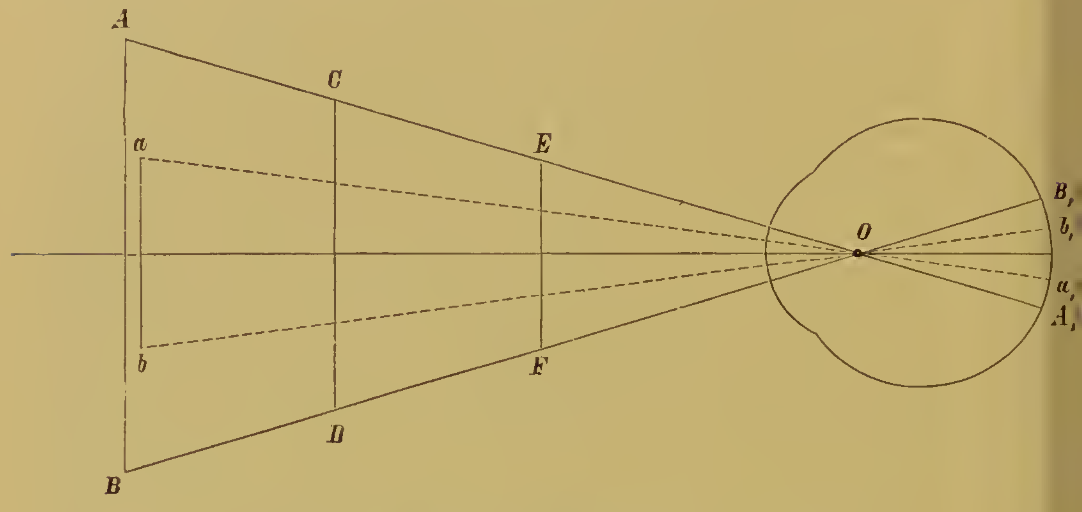
dem jener die Augenaxen convergent, dieser sie divergent, ja parallel zu machen strebt, und dem Mechanismus der Accommodation eine Association. Sobald wir beim Fixiren unendlich entfernter Objecte die Augenaxen parallel stellen, bleibt der Accommodationsapparat in Ruh. Da zugleich mit der Accommodation auch Pupillenverengerung verbunden ist, so wird jedesmal, wenn wir die Augenaxe nasalwärts drehen, d. h. den Convergenzwinkel kleiner machen, auch die Pupille enger. Es besteht also eine Association zwischen der Thätigkeit des Tensor chorioideae (S. 542), Rectus int. und Sphincter pupillae, welche auf einer innigen centralen Verknüpfung der zu ihnen tretenden Fasern des Oculomotorius beruht. Vermöge eigenthümlicher Innervationseinrichtungen für beide Augen können beide zu gleicher Zeit nur gehoben oder gesenkt, nicht aber gleichzeitig das eine gehoben und das andere gesenkt werden; stets müssen beide Sehaxen (oder Visirlinien) in einer Ebene (Visirebene) liegen. Ebenso wenig können beide Sehaxen divergent gemacht werden, es herrscht somit auch eine Association zwischen dem Rectus ext. des einen und dem Rectus int. des anderen Auges. Auch eine gleichzeitige Raddrehung beider Augen in entgegengesetzter Richtung ist ausgeschlossen. Pathologische Störungen dieser eigenthümlichen Vorrichtungen führen zu abnormen Stellungen, die man als Strabismus, Schielen bezeichnet. Man unterscheidet Strabismus convergens, wobei auch beim Sehen in die Ferne die Sehaxen, anstatt parallel zu stehen, einander zugeneigt sind (S. 464), von dem Strabismus divergens, wobei die Sehaxen divergiren, also sich erst hinter dem Auge schneiden würden (S. 464).

Indirect nennt man das Sehen, wenn die Sehstrahlen von Objectpunkten auf periphere Netzhautstellen fallen; man sieht dann weniger scharf als beim directen Sehen. Dagegen ist nach Exner die Netzhautperipherie in hohem Maasse befähigt, Bewegungen von Objecten zu erkennen.

Sehwinkel. Wie schon bekannt, bilden sich auf der kugelschalenförmigen Netzhaut die leuchtenden Objecte flächenhaft ab, und zwar mit dem Vorzug gegenüber der photographischen Dunkelkammer, dass alle Theile dieses flächenhaften Bildes, die Mitte wie die Seitentheile, gleich deutlich entworfen werden (S. 537). Es kann somit die Ausdehnung eines Objectes nach Höhe und Breite nach der Höhe und Breite seines Bildes beurtheilt werden. Die scheinbare Grösse des Bildes (Fig. 96) auf der Netzhaut ist von dem Sehwinkel abhängig, demjenigen Winkel, welchen die von den äussersten Punkten des leuchtenden Objects z. B. AB durch den Knotenpunkt des Auges gezogenen Richtungsstrahlen AOA, und BOB, mit einander bilden. Nun können aber bei gleichem Sehwinkel die Gegenstände, welche ein gleich grosses Bild auf der Netzhaut entwerfen, eine je nach der Entfernung, in der sie sich vom Auge befinden, verschiedene wirkliche Grösse besitzen. Sowohl AB als CD als EF entwerfen auf der Netzhaut

ein gleich grosses Bild B, A,. Dagegen entwirft a b, obgleich genau so gross als EF, auf der Netzhaut ein kleineres Bild als EF, B, A, > b, a,, und zwar verhält sich die Grösse des Netzhautbildes bei gleich grossen Objecten umgekehrt proportional deren Entfernung vom Auge. Es fragt sich nun, welchen Anhaltspunkt haben wir zur Beurtheilung des Abstandes leuchtender Objecte vom Auge, oder mit anderen Worten, wie erkennen wir beim

Fig. 96.



Schätzung der Grösse und Entfernung aus dem Sehwinkel.

Sehen mit nur einem Auge neben der Grösse und Breite auch die dritte Dimension, die Tiefe? Sind die gesehenen Gegenstände z. B. Menschen, Thiere, Bäume etc. in ihrer absoluten und ihrer scheinbaren Grösse (d. h. der Grösse ihres Netzhautbildes bei mittlerem Abstand vom Auge) uns bekannt, so reicht dies aus, die Entfernung der resp. Gegenstände abzuschätzen; denn je näher der Gegenstand dem Auge ist, desto grösser ist das Netzhautbild, und je entfernter, desto kleiner.

Die Abnahme der scheinbaren Grösse, die perspectivische Verkürzung eines Objectes mit zunehmender Entfernung vom Auge, wird in gleicher Weise bei der flächenhaften Darstellung der Malerei zur Anschauung und Versinnlichung der Tiefendimension verwerthet. Ein einziges Auge kann aber die Entfernung eines Gegenstandes, wenn auch nur unsicher und innerhalb weiter Grenzen, abschätzen, ohne dessen absolute Grösse zu kennen. Einmal wissen wir aus Erfahrung, dass die Lichtstärke eines Objectes mit der Entfernung vom Auge abnimmt; ferner ziehen wir aus den verschiedenen Färbungen, welche Gegenstände annehmen, wenn sie durch verschiedene Luftschichten hindurch ihre Strahlen gehen lassen, aus der sog. Luftperspective, einen Schluss auf die Entfernung derselben. Handelt es sich um unendlich entfernte Objecte, so helfen wir uns durch kleine Bewegungen des Kopfes. Je nach der Grösse, um welche sich bei Bewegung des Kopfes, also auch bei indirecter Bewegung des Auges das Bild des Objectes gegen andere gleichzeitig gesehene verschiebt, beurtheilen wir, welches von den Objecten das Nähere ist.

In grösserer Nähe, wo zum Zweck des deutlichen Sehens der Accommodationsapparat in Thätigkeit gesetzt wird und zwar um so stärker, je näher der Gegenstand, wird das Auge sich des Muskelgefühls bei der Accommodation bewusst und schliesst aus der Grösse der Anstrengung, die der Accommodationsmuskel machen muss, um ein deutliches Bild auf der Netzhaut entstehen zu lassen, ob ein Object dem Auge näher oder entfernter ist als ein anderes. Da indess für die Accommodation über mässige Entfernungen hinaus nur ein geringer Unterschied besteht, ist dies Hülfsmittel für grössere Entfernungen wenig ergiebig.

Aus der Schätzung der Entfernung, also der Tiefendimension gelangen wir auch beim Sehen mit einem Auge im Verein mit den durch das Netzhautbild selbst gegebenen beiden anderen Dimensionen der Objecte, Grösse und Breite, zur Kenntniss des Raumes. Man bezeichnet diese Fähigkeit des Auges, die drei Dimensionen der Objecte zu erkennen, wohl auch als Raumsinn der Augen.

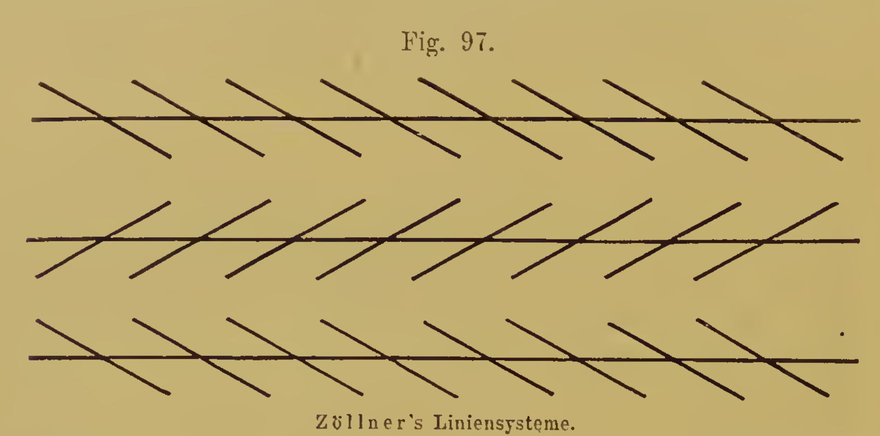
Binoculares Sehen. Aber diese Schätzung der Tiefendimension mit einem Auge ist nur eine indirecte und unterliegt grossen Täuschungen. Bei weitem sicherer und schärfer wird die Fähigkeit der Erkennung des Raumes beim Sehen mit beiden Augen. Beim Fixiren eines Gegenstandes schneiden sich die beiden Sehaxen in dem fixirten Punkt (S. 568), oder mit anderen Worten: wir projiciren die auf beiden Netzhäuten erhaltenen deutlichen Bildpunkte nach aussen an den Ort, wo sich beide Sehaxen schneiden. Dadurch ist also die Entfernung des leuchtenden Punktes für unser Auge gegeben. Auch hier verwerthen wir das Muskelgefühl, dessen wir uns bei der zum deutlichen Sehen erforderlichen Thätigkeit der den Convergenzwinkel beherrschenden Mm. recti int. und des Accommodationsapparats bewusst werden, zu einem Schluss über die absolute Entfernung des Gegenstandes. Da nun aber die Convergenz der Sehaxen beim Fixiren sehr entfernter Gegenstände nur eine minimale Veränderung erfährt, ist die Schätzung der Entfernung im Allgemeinen um so weniger genau, je weiter entfernt die leuchtenden Objecte sind.

Beim Betrachten naher Gegenstände bietet das Sehen mit zwei Augen ein wesentliches Mittel zur richtigen Schätzung der Entfernungen. Mit dem rechten Auge sehen wir einen nahen Gegenstand auf einen anderen Punkt des Hintergrundes projicirt als mit dem linken, und dieser Unterschied wird um so bedeutender, je näher der Gegenstand an das Auge heranrückt. Während es leicht ist, eine Nähnadel einzufädeln, so lange man mit beiden Augen sieht, ist dies äusserst schwierig, wenn man ein Auge schliesst.

Die Schätzung der Lage im Raum, der Grösse und Entfernung der Gegenstände wird allmälig durch die Erfahrung gewonnen und kann, wie alle Schätzungen, die wir auf Grund der Sinnesempfindungen machen, durch Uebung vervollkommnet werden. Indess unterliegen wir in dieser Hinsicht nicht selten grossen Täuschungen, insbesondere wo es sich um einigermassen grössere Entfernungen handelt. Auch unsere Schätzung der Lage von Gegen-

ständen ist unter Umständen selbst für sehr grosse Nähe täuschend. Zeichnet man drei einander genau parallele Linien (Fig. 97) auf's Papier, so genügt es, wie Zöllner (1860) beobachtet hat, die einzelnen Parallellinien von kurzen schrägen, mit einander convergirenden Strichen zu durchziehen, um sofort den Eindruck zu erhalten, als wären die vorher parallelen Linien nunmehr con-

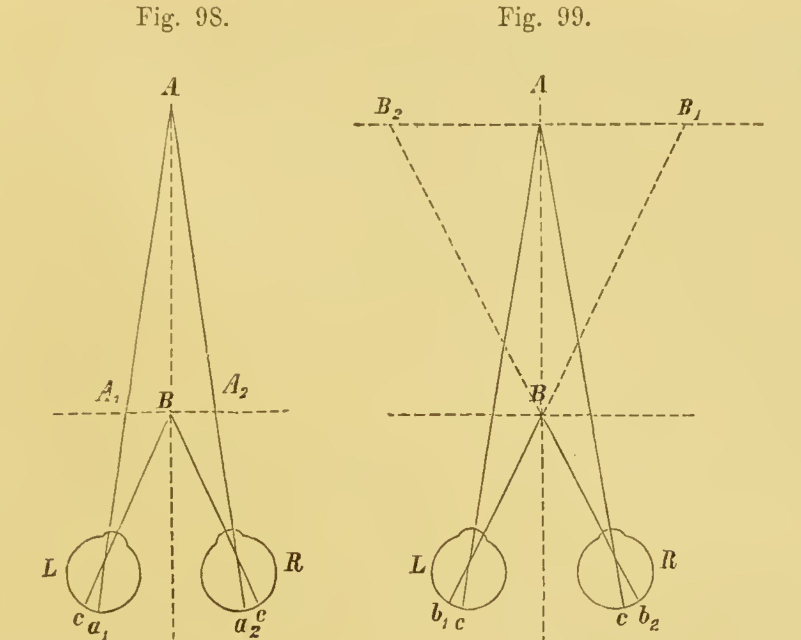
Fig. 97.



Zöllner's Liniensysteme.

resp. divergent. Zu dieser falschen Schätzung werden wir jedenfalls durch die Schräglinien veranlasst, denn blickt man nahezu parallel zur Ebene der Fig. 97, so tritt der täuschende Einfluss der Schräglinien zurück und der Parallelismus der langen Geraden hervor.

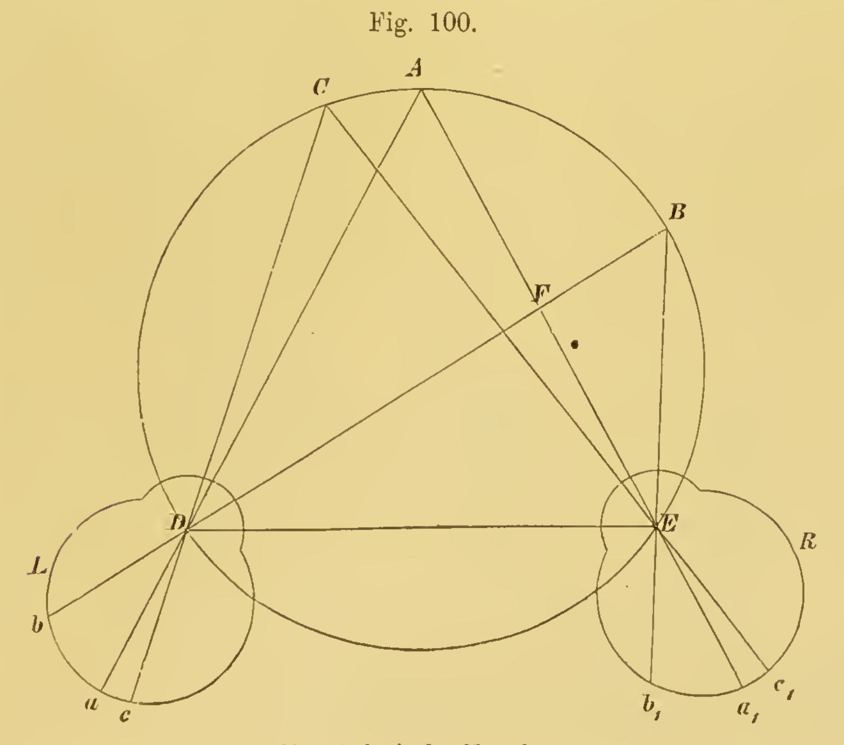
Einfach- und Doppelsehen. Jedesmal, wenn wir (Fig. 98) einen nahen Gegenstand B deutlich (und einfach) sehen, erscheinen uns entfernte Gegenstände, wie A, doppelt und undeutlich; wir sehen zu beiden Seiten von B noch A undeutlich, etwa wie A_1 und A_2; und jedesmal wenn wir (Fig. 99) einen entfernten Gegenstand A scharf sehen, erscheint uns ein naher Gegenstand B doppelt und undeutlich, wie B_1 und B_2. Es kann dies offenbar nur dadurch geschehen, dass die Erregungen bestimmter zusammengehöriger Punkte beider Netzhäute in der Psyche mit einander einheitlich verschmelzen. Solche Stellen in beiden Netzhäuten, welche die Eigenschaft haben, dass die auf ihnen stattfindenden Eindrücke mit einander einheitlich verschmelzen, nennt man identische oder correspondirende Netzhautstellen (Kepler, 1611). Es ergibt sich nun, dass alle diejenigen Punkte beider Netzhäute correspondiren, welche von den Stellen des deutlichsten Sehens, dem gelben Fleck, aus symmetrisch gelegen sind. Legt man also zwei Netzhäute mit ihren Stellen des deutlichsten Sehens (gelber Fleck) genau aufeinander, so sind alle sich deckenden Netzhautpunkte identisch. In Fig. 98 liegt a_1 rechts, a_2 links von c, den Punkten deutlichsten Sehens, sie sind also nicht identisch, daher sehen wir A doppelt; ebenso liegt in Fig. 99 b_1 links, b_2 rechts von c, den Punkten deutlichsten Sehens, also sind sie nicht identisch, und desshalb sehen wir B doppelt. Der Inbegriff aller der Punkte im Raum, welche bei einer bestimmten



Doppelsehen mit nicht correspondirenden Netzhautstellen.

Augenstellung (z. B. convergenter Secundärstellung) einheitlich gesehen werden können, heisst Horopter (Fig. 100) d. i. Sehgrenze.

Der Horopter des Menschen setzt sich nach Joh. Müller zusammen aus einem Kreis, der durch den Fixirpunkt und zugleich durch die Knotenpunkte D und E beider Augen geht, und der Verticalen, welche im Fixirpunkt senkrecht auf

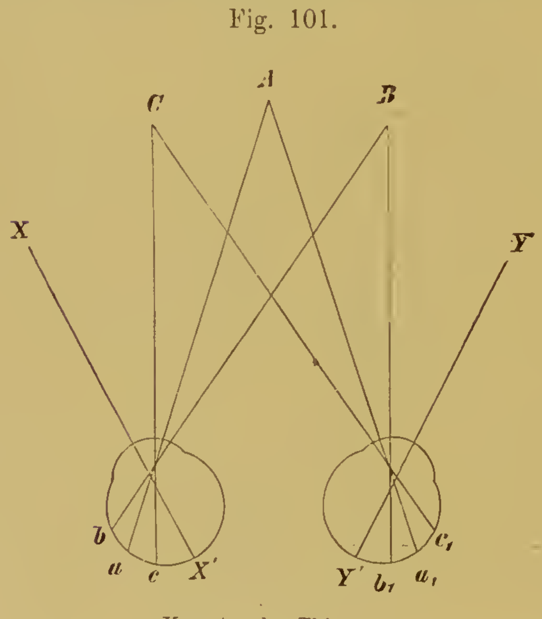


Horopterkreis des Menschen.

die Kreisfläche errichtet wird. Es lässt sich zeigen, dass alle Punkte des Umfangs dieses Kreises auf correspondirenden Netzhautstellen sich abbilden. Es sind nämlich die Winkel CDA und CEA gleich als über demselben Kreisbogen CA errichtete Peripheriewinkel. Da nun cDa und $c_1 Ea_1$ die zugehörigen Scheitelwinkel sind, so sind auch diese einander gleich, folglich ist $ac = a_1 c_1$. Ebenso sind die Winkel CDB und CEB einander gleich als Peripheriewinkel, folglich auch die zugehörigen Scheitelwinkel bDc und $b_1 Ec_1$, somit $bc = b_1 c_1$, also sind a und a_1, b und b_1, c und c_1 identische Netzhautpunkte. Befindet sich der Fixationspunkt dagegen in der Unendlichkeit, sodass die beiden Sehaxen einander parallel und geradeaus gerichtet sind, so liegt die Horopterebene nach v. Helmholtz etwa $1^2/_3$ m unter der Visirebene; es bildet dann der Fussboden die Horopterfläche.

Die Stellung der Augen zu einander variirt in der Thierwelt innerhalb weiter Grenzen. Schon von Johannes Müller (1826) liegen Untersuchungen über die Divergenz der Sehaxen bei den Thieren vor, welche 50 Jahre später von Grossmann und Mayerhausen erweitert worden sind. Die Augenaxen des Menschen laufen so gut wie parallel, sodass die Ebenen der Augenhöhlenränder einen Winkel von fast 180° bilden, ähnlich ist es beim Orang-Utang, während beim Pavian (Cynocephalus) die Orbitalrandebenen nur einen Winkel von 155° bilden, die Augenaxen also um 25° divergiren. Beim Wolf und bei der Katze ist schon eine Divergenz der (nach vorn verlängert gedachten) Augenaxen von 40 resp. 45° vorhanden (die Ebenen der Augenhöhlenränder stehen hier um 80 resp. 110° gegen einander), noch beträchtlicher bei Hunden (56°), besonders bei Bulldoggen, weiter nimmt die Divergenz der Augenaxen gradatim beim Schwein (60—70°), Schaf (90°), Rind (100°), Pferd (120°) zu, beim Kaninchen beträgt der Divergenzwinkel 150—170° (der Winkel der Ebenen der Augenhöhlenränder 30—50°). Noch weiter herab in der Thierreihe stehen die Augen seitlich, dann kann ein Object mit beiden Augen nicht mehr gleichzeitig gesehen werden. Entsprechend der abnehmenden Divergenz der Augenaxen nimmt die Grösse des beiden Augen gemeinschaftlichen Gesichtsfeldes vom Menschen bis zum Kaninchen herunter mehr und mehr ab. Bei seitlich stehenden Augen können sich die Augenaxen gegen den fixirten Punkt nicht mehr schneiden. Die Stelle des deutlichsten Sehens liegt immer an der Aussenseite der Netzhaut, und zwar desto mehr temporalwärts, je mehr die Augen divergiren. Betrachten Thiere (Fig. 101 entspricht den Augen des Hundes) einen Gegenstand A, der in der Richtung

Fig. 101.

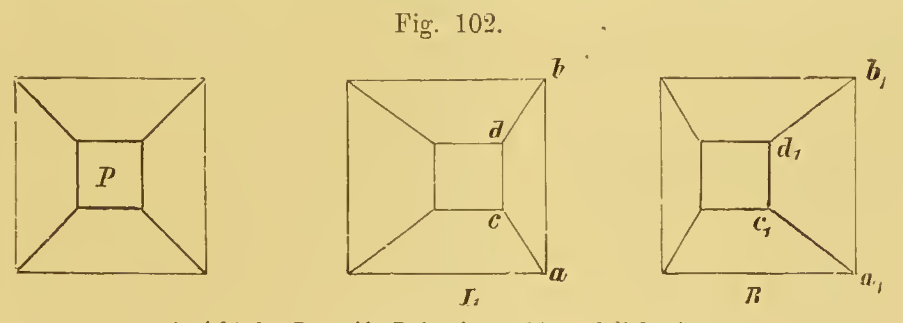


Horopter der Thiere.

der Axe des Körpers liegt, so fällt das Bild desselben in beiden Augen auf den äusseren Theil der Netzhaut, wie a und a,, diese Stellen müssen identische sein. Die Sehaxen A a und A a, sind hier nicht identisch mit den Augenaxen X X' und Y Y'. Soll ferner das vor ihnen liegende Object B einfach gesehen werden, so muss b und b, wieder identisch sein, und ebenso gilt dies für Object C. Es liegen von den Stellen des deutlichsten Sehens a und a, aus die identischen Punkte b und b,, c und c, auch symmetrisch. Legt man zwei Netzhäute solch' divergenter Augen mit ihren Stellen des deutlichsten Sehens genau aufeinander, so fallen auch die identischen Punkte zusammen.

Körperliches Sehen. Für punktförmige, lineare und flächenhafte Objecte kann man einfach verstehen, dass beim Fixiren derselben alle Punkte des leuchtenden Objectes auf entsprechende identische Netzhautstellen fallen, also ganz congruente Netzhautbilder entworfen werden und dadurch vermöge dieser anatomischen Einrichtungen die Eindrücke beider Augen an eine und dieselbe Stelle des Raumes, nämlich in den Schnittpunkt der Richtungsstrahlen beider Augen projicirt werden, sodass auf diese Weise die Verschmelzung beider Eindrücke zu einem einheitlichen zu Stande kommt. Anders ist es aber, wenn es sich um körperliche Objecte handelt. Vermöge der verschiedenen Stellung, welche beide Augen im Kopf einnehmen, betrachtet jedes Auge einen Körper, so zu sagen, von einem anderen Standpunkt aus, daher beide Augen von den körperlichen Objecten ein verschiedenes perspectivisches Bild erhalten. Betrachten wir z. B. eine abgestumpfte Pyramide (Fig. 102), die mit der abgestumpften Fläche uns zu-

Fig. 102.

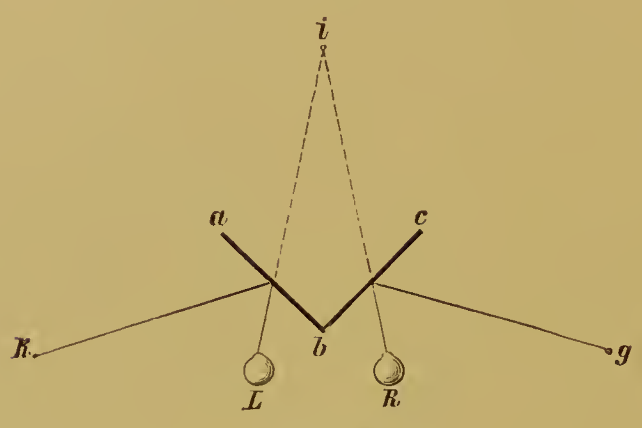


Ansicht der Pyramide P für das rechte und linke Auge.

gewandt ist, so hat das rechte Auge auf die rechte Seite des Objectes eine stärkere Aufsicht, das linke auf die linke Seite. Das rechte Auge erhält daher ein Bild wie R, das linke wie L. Offenbar können hier bei der Incongruenz beider Netzhautbilder entweder allein die Bilder der Grundfläche auf identische Netzhautstellen fallen, dann erscheint die vordere abgestumpfte Fläche doppelt, oder letztere fallen auf identische Netzhautstellen, dann erscheinen die Grundflächen doppelt. Dennoch verschmelzen beide incongruente Bilder zu einem einheitlichen körperlichen Eindruck. Wie ist dies zu erklären? Wheatstone (1833) verfiel auf den glücklichen Gedanken, von einem körperlichen Object zwei ver-

schiedene Abbildungen herzustellen, genau so, wie sie der Ansicht entsprechen, welche jedes der beiden Augen von dem Object erhält. Dieser Gedanke führte ihn zur Construction seines Spiegelstereoskops (Fig. 103).

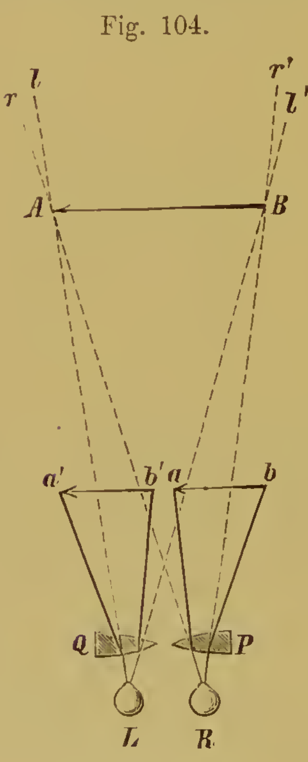
Fig. 103.



Spiegelstereoskop.

Schaut man mit dem linken Auge L in einen Planspiegel a b und mit dem rechten R in einen zweiten Spiegel b c (die beiden Spiegel sind rechtwinklig gegen einander geneigt und ihre Ebenen stehen vertical), und bringt man seitlich von den Spiegeln die beiden Zeichnungen an, welche der Ansicht eines Körpers von je einem Auge aus gesehen entsprechen (in der Figur die Punkte g und k), sodass diese von den Spiegeln reflectirt in's Auge des Beobachters gelangen, so werden dieselben in der Richtung der in's Auge reflectirten Strahlen hinter den Spiegel nach i projicirt. Mit einfachen Linien kann man so die Täuschung plastischer Objecte hervorrufen. Brewster (1843) hat dann die Planspiegel durch zwei prismatische Gläser P und Q, Fig. 104 ersetzt; die den Ansichten beider Augen entsprechenden Zeichnungen (die Pfeile ab und a′ b′) sind von einander getrennt angebracht. Die von den Objectpunkten a b und a′ b′ ausgehenden Lichtstrahlen (durch ausgezogene Linien dargestellt) werden durch die Prismen P und Q so gebrochen, dass sie dem Auge in der Richtung der gestrichelten Linien herzukommen scheinen; sie werden daher in AB vereinigt, wohin jedes Auge das in ihm entworfene Bild projicirt, und so verschmelzen beide Eindrücke zu einem körperlichen. Statt der Prismen benutzt man zweckmässiger nach v. Helmholtz centrirte Con-

Fig. 104.



Prismenstereoskop.

vexlinsen von 12 resp. 18 Ctm. Brennweite. Die Prismen- und Linsenstereoskope haben die Spiegelstereoskope vollständig verdrängt. Frick hat weiter gefunden, dass es zur Erreichung des stereoskopischen Eindrucks genügt, wenn die der Aufsicht jedes Auges entsprechenden perspectivischen Zeichnungen durch eine verticale Scheidewand so getrennt werden, dass jedes Auge nur auf die ihm zugehörige Zeichnung blicken kann. Alsdann verschmelzen die in jedem Auge zu Stande kommenden Bilder zu einem einheitlichen und körperlichen Bilde.

Wenn also incongruente Netzhautbilder im Bewusstsein trotzdem zu einem einheitlichen Bilde vereinigt werden, so hat man zugleich den Eindruck des Körperlichen. Sind umgekehrt körperliche Objecte vom Auge so weit entfernt, dass beide Augen beim Fixiren derselben kein unter einander verschiedenes Bild erhalten, so erzeugen sie in uns nur den Eindruck des Flächenhaften, so die Sterne, der Mond.

Zur Erklärung des stereoskopischen Sehens hat Brücke die Theorie aufgestellt, dass die beiden Augenaxen beständig hin und her schwanken zwischen derjenigen Stellung, welche nöthig ist, um z. B. in Fig. 102, die vordere abgestumpfte Fläche, und derjenigen, welche nöthig ist, um die Grundfläche der Pyramide einfach und deutlich zu sehen; durch diese Wanderung des Blickpunktes soll der Körper gewissermaassen mittels der Augenaxen abgetastet werden; man erhält kurz hinter einander den Eindruck der Grundfläche und der abgestumpften Fläche und combinirt beide auf Grund eines unbewussten Schlusses zur Pyramide. Indess hat Dove gezeigt, dass man auch beim Licht des electrischen Funkens stereoskopisch sehen kann; nun dauert aber der electrische Funken nach Wheatstone nur ca. ein Millionstel Secunde, während doch das Auge zur kleinsten Bewegung, also zum einmaligen Hin- und Herschwanken nach Volkmann etwa 0,7 Sec. braucht. Folglich kann ein Hin- und Herschwanken der Augenaxen zur Erklärung des körperlichen Sehens kaum angenommen werden. Wahrscheinlich hat man sich die Sache so vorzustellen: Dadurch, dass wir fortwährend Körper sehen, welche beiden Augen verschiedene Bilder darbieten, dadurch, dass wir mittels der Hautempfindungen und -Wahrnehmungen, des sog. Tastsinnes, die Gewissheit erlangen, dass diese unter einander verschiedenen Bilder nur durch einen Körper hervorgebracht werden, sind unsere Augen auf dem Wege der Erfahrung und der Gewöhnung gewissermaassen dazu erzogen, die beiden Bilder, die ein Körper darbietet, zu einem einfachen Bilde zu vereinigen, obschon durch keine unbedingte physiologische Nothwendigkeit oder anatomische Einrichtung diese Verschmelzung beider Bilder zu einem bedingt ist, vielmehr ist es ein psychischer Vorgang, der den doppelten Eindruck zu einem einfachen und einheitlichen vereinigt.

Ebenso wie die Wahrnehmung der Tiefendimension hängt das Urtheil über Convexität und Concavität vom stereoskopischen Sehen ab. Gehen

wir wieder auf die abgestumpfte Pyramide (Fig. 102) zurück, so erscheint bei der dort gezeichneten Perspective die abgestumpfte Fläche uns näher zu sein als die Grundfläche. Vertauschen wir beide Zeichnungen, sodass nunmehr das rechte Auge die für das linke bestimmte Abbildung (L) erhält und umgekehrt, so erscheint uns nun die abgestumpfte Fläche ferner vom Auge als die Grundfläche. Wir erhalten dadurch den plastischen Eindruck, als wäre die Pyramide hohl und wir sähen in eine abgestumpfte hohle Pyramide hinein. In der That entspricht auch die perspectivische Ansicht, welche z. B. das linke Auge von einer hohlen abgestumpften Pyramide erhält, dem Bilde, welches das rechte Auge von einer massiven Pyramide erhält, und umgekehrt. Eine solche durch Verwechslung zweier stereoskopischer Bilder hervorgerufene optische Täuschung nennt Wheatstone (1852) eine „pseudoskopische".

Da wir gewöhnlich mit beiden Augen sehen und beide verschiedene Richtung haben, so erscheint dieselbe Stelle eines spiegelnden Gegenstandes dem einen Auge häufig hell, während sie dem anderen dunkel erscheint. Es decken sich nämlich an der glänzenden Stelle hell und dunkel. Zur künstlichen Erzeugung des Glanzes reicht es, wie Dove (1850) gezeigt hat, aus, an einer stereoskopischen Zeichnung die eine Hälfte schwarz zu bemalen, während die andere weiss bleibt; man sieht alsdann eine glänzende Fläche. Die Abwechslung von Hell und Dunkel in zwei stereoskopischen Bildern führt also zur Empfindung des Glanzes. Ebenso erhält man den Eindruck des Glanzes, wenn von zwei stereoskopischen Bildern das eine roth, das andere blau ist.

Wettstreit der Sehfelder. Hält man vor dem einen Auge ein rothes, vor dem anderen ein blaues Glas, so findet, wenn man in's Helle sieht, ein Wettstreit der Sehfelder statt. Man sieht das Sehfeld mit Fetzen bedeckt, von denen die einen roth, die anderen blau erscheinen. Die Fetzen und Flecke im Sehfelde wechseln vielfach ihre Farbe, bis nach eingetretener Ermüdung der Netzhaut ein unbestimmtes Grau vor den Augen schwebt. Die Empfindung des Glanzes kann man sich auch erzeugt denken durch den Wettstreit der Sehfelder, wobei die entsprechenden Stellen bald hell, bald dunkel erscheinen. Dieser Wettstreit der Sehfelder liefert einen Beweis dafür, dass beide Gesichtsfelder unabhängig von einander für sich wahrgenommen werden und dass erst die Vereinigung beider zu einem einzigen Gesichtsfeld auf einer psychischen Thätigkeit beruht.

Vernachlässigung der Doppelbilder. Zu einem einfachen Bild werden nur diejenigen Bilder vereinigt, welche auf identischen Netzhautpunkten entworfen werden. Nun ist aber der Inbegriff aller identischen Netzhautpunkte nur ein sehr beschränkter; es muss sich also von den zahlreichen im Raum vorhandenen Gegenständen, die in unserem Gesichtsfeld liegen, ein Theil auf nicht identischen Netzhautstellen abbilden und Doppelbilder geben. Der hauptsächlichste Grund für die Vernachlässigung dieser Doppelbilder liegt wohl darin, dass die beim Fixiren sich auf dem gelben Fleck scharf abbildenden Objecte auf identische Netzhautstellen fallen, also einfache Bilder geben. Die Bilder dieser einfach und scharf gesehenen Gegenstände rufen in uns eine stärkere Gesichtsempfindung hervor, als die im übrigen Sehfelde sich undeutlich oder verschwommen abbildenden; daher richtet sich auch die Aufmerksamkeit, welche für die Gesichtswahrnehmungen einen wesentlichen Factor abgibt, vorzüglich auf die deutlichen und scharfen Bilder des gelben Flecks.

Auch hier kommt die Gewöhnung als ein ein nicht zu unterschätzendes Moment hinzu, insofern sie in erster Linie dazu beiträgt, jene wenig scharfen Doppelbilder ganz zu vernachlässigen und die Intention stets nur auf die scharfen, zu einem gemeinsamen Eindruck verschmelzenden Bilder des gelben Flecks zu richten.

Gegenseitige Unterstützung beider Augen beim binocularen Sehen. Der blinden Flecke an der Eintrittsstelle des Opticus in die Netzhaut werden wir uns, wie schon angeführt (S. 554), nur deshalb nicht bewusst, weil beide auf unsymmetrischen Stellen der Netzhaut liegen, nämlich beide nasalwärts vom gelben Fleck; es entsprechen also dem blinden Fleck in dem einen Auge lichtempfindliche Theile in dem andern und umgekehrt. Ebenso ergänzen sich pathologisch functionsunfähige Stellen der einen Netzhaut oder solche Stellen, welche infolge einer bestehenden Trübung der Augenmedien (Linse oder Glaskörper) von den Strahlen eines leuchtenden Objectes nicht getroffen werden können, durch die identischen Stellen der anderen Netzhaut, daher erst nach Schliessung des anderen Auges und häufig nur durch besondere Hilfsmittel sich der Defect im Gesichtsfelde erkennen lässt.

Intraocularer Druck. Der in seinem Innern von Flüssigkeiten erfüllte Augapfel steht während des Lebens constant unter einem Druck von 20—30 Mm. Hg und erscheint daher beim Befühlen prall und unnachgiebig. Wenn auch die nächsten Ursachen für die Entstehung und Constanz dieses Druckes noch nicht bekannt sind, so ist wohl kaum zu bezweifeln, dass er in letzter Instanz von dem Blutdruck innerhalb der Chorioideal- und Netzhautgefässe abhängt. Der Humor aqueus scheint ein wichtiges Glied unter den Regulatoren dieses Druckes zu bilden, insofern er in dem Maasse, als er resorbirt wird (oder bei Verletzungen ausläuft), vom Ciliarkörper auch wieder abgesondert wird.

Schutz- oder Hülfsapparate des Auges. Der Augapfel ist an seinem vorderen Kugelsegment, mit dem er frei zu Tage liegt, zur Wahrung vor äusseren Schädlichkeiten mit Schutzapparaten umgeben, den Augenlidern und Augenbrauen. Dem Schluss der Augenlider steht der vom N. facialis versorgte M. orbicularis palpebrarum vor, die Oeffnung bewirkt für das obere Augenlid der vom N. oculomotorius versorgte M. levator palpebrae sup.; das untere öffnet sich ohne jede Muskelwirkung, es sinkt, wofern der Orbicularis erschlafft, einfach durch seine Schwere herab. Oeffnung und Schluss der Augenlider wechseln bei Menschen und Thieren sehr häufig, es entsteht dadurch der sog. Lidschlag, das Blinzeln. Zu den beiden Augenlidern gesellt sich bei einer Reihe von Thieren die halbmondförmige Membrana nictitans oder die Nickhaut, welche, schon bei Säugethieren z. B. Kaninchen angedeutet, bei den Vögeln und den Reptilien in grösster Entwicklung erscheint. Der Schluss der Augenlider kann willkürlich erfolgen; meist geschieht er unwillkürlich, wie im Schlaf, oder auf reflectorischem Wege (S. 439) bei Berührung der Augenbindehaut, sowie der, Tasthaaren (S. 496) vergleichbaren Wimperhaare. Bei sehr intensiver Reizung der Netzhaut durch grelles Licht schützt das Zusammenkneifen der Augenlider uns davor, geblendet zu werden (S. 559).

Die der Aussenwelt zugewandte durchsichtige Wölbung des Augapfels, die Hornhaut, wird durch die Thränenorgane bespült und gereinigt. Die

im oberen äusseren Theil der Augenhöhle in der Tiefe gelegenen Thränendrüsen (eine grössere und eine kleinere in jeder Augenhöhle) ergiessen ihr Secret (S. 252) durch feine Ausführungsgänge (12—16 an Zahl) in der Nähe der Uebergangsfalte der Conjunctiva des oberen Lides über dem äusseren Augenwinkel. Durch den Schlag der Lider wird die hier ergossene Thränenflüssigkeit über die vordere Fläche des Augapfels verbreitet. Die Befettung der unteren Lidränder mit dem Secret der Meibom'schen Drüsen hält die Thränen bis zu einem gewissen Grade zurück, wirkt stauend. Bei jedem Schliessen der Lidspalte wird die Thränenflüssigkeit durch die hintere Kante des Lidrands vom Augapfel wiederabgewischt und in einem kleinen dreieckigen Raum gesammelt, der nur im Moment des Contactes beider Augenlidränder existirt und „Thränenbach" heisst, weil in ihm die Thränen zum nasalen Augenwinkel strömen. Hier sammeln sich dann die Thränen in dem „Thränensee", der sie, wenn sie, wie einzig und allein beim Menschen infolge von Affecten (Schmerz, Freude, Aerger), im Ueberschuss zuströmen, über die Wangen ablaufen lässt. Bei mässiger Grösse der Thränenabsonderung werden die Thränen durch die in den Thränensee eintauchenden, mit wulstigen Rändern umgebenen Oeffnungen, die „Thränenpunkte", wahrscheinlich vermöge der Capillarität aufgesogen, gelangen so in die steifen Thränenröhrchen, weiterhin in den Thränensack und endlich in den häutigen Thränennasencanal, der die Fortsetzung des Thränensacks bildet und in den unteren Nasengang mündet. Ein Apparat, der die Thränen pumpend in die Nase befördert, ist nach Gad nicht vorhanden. Unter den Säugethieren fehlen die Thränenorgane nur den Cetaceen (Walfischen). Nach experimenteller Ausrottung oder krankhafter Verödung der Thränendrüsen kann die Conjunctivalschleimhaut, Dank ihrer eigenen Secretion, vicariirend den Flüssigkeitsbedarf zur Bespülung der Hornhaut annähernd liefern.

Von den Augenbrauen nimmt man an, dass sie den Zweck haben, den herabrinnenden Stirnschweiss abzudämmen.

Dritter Theil.

Die Fortpflanzung der Thiere.

Die Organismen sind in einem steten Wechsel ihrer Körpersubstanz begriffen; mit dem Ablauf der physikalisch-chemischen Processe, deren Gesammtheit in ihrer harmonischen Verkettung mit einander das Leben des Individuums ausmacht, ist ein unablässiger Zerfall ihres Körpersubstrates verbunden, zu dessen Ersatz die Organismen Stoffe von aussen, die Nährstoffe, aufnehmen und sie in Leibessubstanz umsetzen. So lange die Menge der aufgenommenen Stoffe die Ausgaben übersteigt, so lange also die Stoffbilanz eine positive ist, können die Organismen sich nicht nur auf ihrem Bestande erhalten, sondern sie können zunehmen, wachsen und Substanz ansetzen. Sobald dagegen die Stoffbilanz einen Fehlbetrag aufweist, nimmt das stoffliche Substrat der Organismen ab, es kommt damit zu einer Herabsetzung und Schwächung der Lebensprocesse, es stellen sich in den Functionen des Organismus Störungen ein, die progressiv zunehmen und, wenn sie eine gewisse Höhe erreicht haben, den Stillstand der thierischen Maschine herbeiführen. Dies sind in grösster Allgemeinheit diejenigen Momente, welche die Vergänglichkeit der Individuen aller organisirten Wesen verständlich machen. Die Feststellung des Wesens und der In- und Extensität der Störungen, welche zum Untergang der Individuen, zum „Tod“ führen, also die physiologische Begründung des Todes für jeden einzelnen Fall ist noch ein Problem. Ebenso wenig vermögen wir vor der Hand zu erklären, weshalb die Lebensdauer der Organismen bald nur für wenige Stunden oder Tage bemessen ist, bald über Jahrzehnte sich erstreckt und zuweilen selbst ein Jahrhundert überschreitet.

Nach den Ermittlungen von Weismann beträgt die maximale Lebensdauer beim Falk 162, Mensch 100—130, Geier und Rabe 110—118, Pferd und Bär 50, Löwe 35, Wildschwein 25, Schaf 15, Fuchs 14, Hase 10, Eichhorn und Maus 6 Jahre.

Urzeugung. Die Organismen würden als dem Tode verfallen die Erde wieder unbelebt zurücklassen, wenn nicht für die Fortpflanzung des Organismus oder besser der typischen Form des Individuums, der Art, durch die Zeugungs- und Fortpflanzungsprocesse gesorgt wäre. Bevor wir indess hierauf näher eingehen, erscheint es angemessen, die Frage zu ventiliren, ob denn die Entstehung aller Organismen an das Vorhandensein anderer gleicher Organismen geknüpft ist, oder ob denn nicht auch ohne Dazwischentreten von elterlichen Organismen einfach aus organischer Materie neue Organismen durch Neuschöpfung entstehen können? Diese vermuthete Art von Fortpflanzung hat man als Urzeugung (generatio aequivoca s. spontanea, auch Abiogenesis) bezeichnet. Man hat die Urzeugung insbesondere für die Gährungs- und Fäulnisspilze, für Infusorien und Eingeweidewürmer in Anspruch nehmen wollen, weil man die Entstehung der Pilze und Infusorien und ihre so rapide Vermehrung in pflanzlichen und thierischen Aufgüssen und ebenso das oft reichliche Vorkommen von Eingeweidewürmern im Innern des thierischen Körpers, zumal an Orten, welche wie die Blutgefässe und das Augeninnere von aussen her gar nicht zugänglich sind, nicht anders als durch Urzeugung erklären zu können vermeinte. Was zunächst die Pilze und Infusorien anlangt, so hat zuerst Ehrenberg (1838) gezeigt, dass, wo Infusorien auftreten, entweder bereits Keime in der Flüssigkeit vorhanden gewesen oder durch die Luft zugetragen worden sind. Erhitzt man nach Schwann solche Aufgüsse in einer Flasche zum Sieden, sodass alle organisirten pflanzlichen und thierischen Keime sicher zerstört werden, und lässt man dann nur solche Luft hinzu, welche vorher durch ein zum Glühen erhitztes Rohr streicht und dadurch von allen suspendirten Keimen befreit wird, so treten weder Pilze noch Infusorien auf, auch bleibt der Aufguss von Fäulniss verschont. Das Gleiche ist nach Ferd. Schultze der Fall, wenn man dem Aufguss nur Luft zuleitet, die vorher durch conc. Schwefelsäure hindurchstreicht. Nach Schröder und v. Dusch kann man den Zutritt von Keimen der Luft einfach dadurch ausschliessen, dass man das Gefäss, dessen Inhalt man durch längeres Kochen keimfrei gemacht hat, mit einem Baumwollenpropf verschliesst; die Baumwolle wirkt gewissermaassen wie ein ausserordentlich feines Filter, fängt die Keime aus der Luft ab und lässt so nur keimfreie Luft zu dem Aufguss hindurch. Pasteur zeigte endlich, dass es schon genügt, der durch Erhitzen keimfreien Flüssigkeit die Luft durch schlangenartig gewundene Röhren zuzuführen, um Gährung und Fäulniss zu verhindern; es bleiben dann die mit der Luft hinzutretenden Keime an den tiefsten Stellen der Krümmungen des Rohres hängen und gelangen nicht in die Flüssigkeit hinein.

Was die Eingeweidewürmer anlangt, so ist ihre Abstammung von Organismen unzweifelhaft, nur dass hier die jungen Thiere, die Embryonen, andere Formen besitzen, als die Eltern, und dass erst die Brut der Embryonen, die Individuen des dritten Gliedes, wieder

denen des ersten Gliedes, den Grosseltern, gleichartig werden; die Entozoën machen also eine höchst merkwürdige Metamorphose durch, die man nach Steenstrup (1842) als Generationswechsel bezeichnet. Mithin liegt für die Annahme der Urzeugung keine einzige unzweifelhafte Erfahrung vor.

Für den Generationswechsel gibt die Fortpflanzung der Bandwürmer ein anschauliches Beispiel. Der Bandwurm, der im Darm des Menschen wohnt (das Wohnthier bezeichnet man auch als „Wirth"), Taenia solium, besteht aus dem Kopf und einer wechselnden Zahl von Gliedern; die letzten Glieder (Proglottiden), welche reife Eier enthalten, stossen sich von Zeit zu Zeit ab und werden ausgeleert. Die aus den Eiern ausschlüpfenden Embryonen, die wesentlich von der Form der Eltern abweichen und „Larven" heissen, müssen, um sich weiter zu entwickeln, in einen anderen Wirth hineingelangen. Werden sie z. B. vom Schwein verschluckt, so durchbohren sie die Darmwand, und sind sie an eine passende Körperstelle gelangt, so wandeln sie sich zu einem Blasenwurm, einer Finne (Cysticercus cellulosae) um, die sich durch Knospung weiter fortpflanzt. Wird sein „Wirth", das Schwein, dann von einem Menschen gegessen, so saugt sich die Finne an der Darmwand fest, wirft die Schwanzblase ab, setzt Glieder an und wird wieder zu einem Bandwurm. In ähnlicher Weise entwickelt sich die Taenia mediocanellata, wenn eine im Rind lebende Finne in den Darm des Menschen gelangt. Es ist also hier erst die dritte Generation wieder der ersten gleichartig. Aehnlich ist die Entstehung des Drehwurms der Schafe. Die Hunde führen reichlich eine andere Form des Bandwurms, die Taenia coenurus. Auch von diesem werden häufig mit reifen Eiern gefüllte Proglottiden ausgestossen. Beim Grasen fressen die Schafe die auf der Trift hie und da zerstreuten Bandwürmer. Diese entwickeln sich im Magen oder Darm zu Embryonen, die ebenfalls die Darmwand durchbohren, in die Blutgefässe gelangen, von denen sie zum Gehirn geführt werden. Dort entwickeln sie sich zu jenen Blasenwürmern (Coenurus cerebralis), welche die Drehkrankheit des Schafs zur Folge haben, jene eigenthümlichen Formen stetiger Zwangsbewegungen (S. 455), an denen das befallene Thier meist zu Grunde geht. Im Körper des Hundes werden die Blasenwürmer wieder zu Bandwürmern.

Eine andere Form des Generationswechsels zeigen nach v. Siebold (1856) die Blattläuse (Aphiden). Hier werden von vollkommen ausgebildeten männlichen und weiblichen Individuen geschlechtslose Individuen hervorgebracht; die letzteren, obwohl noch nicht völlig entwickelt, so doch zeugungsfähig, erzeugen aus sich heraus eine Reihe von ebenfalls geschlechtslosen Generationen, bis endlich wieder eine Generation doppelgeschlechtlicher Individuen entsteht. Jene geschlechtslosen larvenartigen Individuen heissen „Ammen".

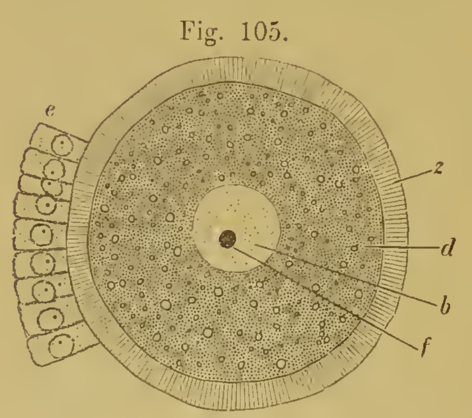
Arten der Fortpflanzung. Die Entstehung neuer Individuen aus gleichartigen elterlichen kann durch Theilung erfolgen d. h. durch Spaltung des Organismus in mehrere gleichwerthige Stücke, welche weiter leben und sich zu eben solchen Organismen entwickeln, wie die sind, aus denen sie hervorgegangen. Solchem Vorgang der Vermehrung sind wir schon bei den Elementar-

organismen, den Zellen, begegnet (S. 4), und ebenso finden wir ihn bei den einzelligen Protoplasmen, den Amoeben; ganz auf die nämliche Weise durch Theilung vermehren sich die Blutzellen im Fötus; auch findet sich diese Form der Vermehrung bei niederen Thieren, den Infusorien und bei den Quallenpolypen (Hydromedusae); zu den letzteren gehört der Süsswasserpolyp (Hydra), von dem schon Trembley (1744) gezeigt hat, dass, gleichviel ob man ihn der Länge oder Quere nach durchtrennt, aus jedem Bruchstück wieder ein vollständiger Polyp heranwächst. Die Vermehrung durch Abspaltung eines Bestandtheiles des alten Organismus kann entweder auf dem Wege der Knospenbildung erfolgen oder auf dem Wege der Eibildung. Die Knospung, wie sie namentlich bei den Pflanzen, nur selten bei Thieren (z. B. bei den Polypen) vorkommt, besteht darin, dass an einer oder mehreren Stellen des Thieres eine Wucherung eines Zellaggregates auftritt, das auf einer gewissen Stufe der Entwicklung sich vom älteren Organismus abschnürt und nun sein Leben selbstständig fortführt. Bei der Fortpflanzung durch Eibildung ist es ein Geschlechtsprodukt des weiblichen Thieres, die Ei- oder Keimzelle, die sich vom mütterlichen Organismus abspaltet und aus der sich das neue Individuum entwickelt. Allein es ist ausserordentlich bemerkenswerth, dass nur in den seltensten Fällen das Ei für sich allein zur Erfüllung der Fortpflanzung befähigt ist; in der Regel muss, damit sich aus dem Ei ein neues Thier entwickelt, das Geschlechtsprodukt des männlichen Thieres hinzutreten, die Samenflüssigkeit: dieser Vorgang heisst die Befruchtung; er unterscheidet diese Form der Zeugung als geschlechtliche Zeugung von der Fortpflanzung durch Theilung und Knospung als ungeschlechtlicher Zeugung. Die geschlechtliche Zeugung ist diejenige Form, welche bei den Säugethieren ausnahmslos vorkommt.

Die Zeugung.

Ei und Eierstock. Die Keimzelle, das eigentliche Ei des Menschen und der Säugethiere (Fig. 105), erst von C. E. v. Baer (1827) entdeckt, ist nach aussen von einer hyalinen, fein radiär gestreiften Haut, der Zona pellucida (z), umgeben. Diese Haut umschliesst eine körnige, sehr eiweissreiche Masse, welche spärliche Kügelchen enthält, den Dotter (d) oder Vitellus; in diesem liegt ein grosses helles Bläschen, das Keimbläschen (b) oder Vesicula germinativa und in letzterem ein oder mehrere homogene dunkle Körner, der Keimfleck (f)

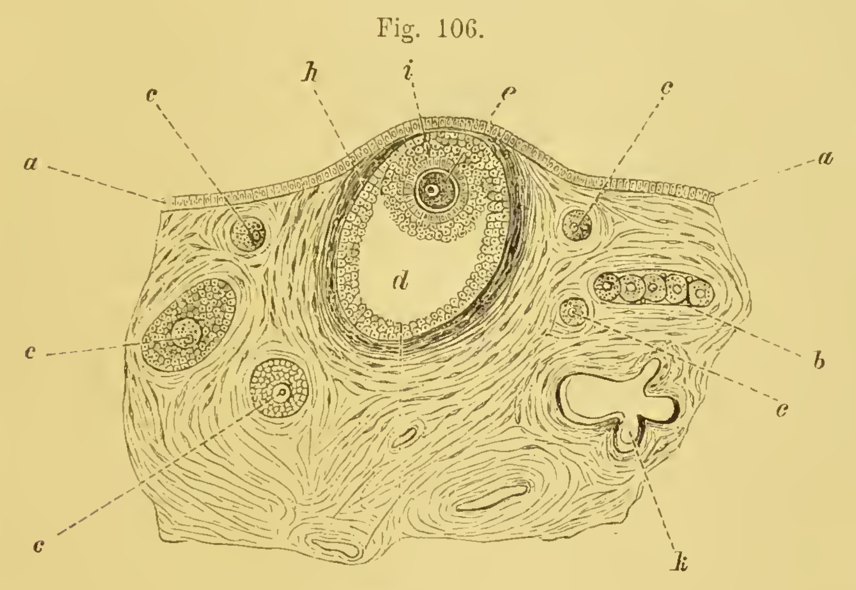
Fig. 105.



Eierstocksei vom Meerschweinchen.

oder Macula germinativa. Das Säugethierei besteht aus Eiplasma (Protoplasma) und eingelagerten Dottertheilen (Deutoplasma). Diese Eier, beim Menschen und bei grösseren Säugethieren $^1/_5$ Mm., bei Schwein, Hund, Katze, Kaninchen $^1/_6$ Mm., bei Meerschweinchen, Ratte, Maus kaum $^1/_8$ Mm. gross, liegen in den weiblichen Keimdrüsen, den Eierstöcken oder Ovarien, nicht frei, sind vielmehr in stecknadelkopfgrossen, schon vom blossen Auge sichtbaren Bläschen, den Graaf'schen Follikeln (1668), eingeschlossen (Fig. 106, d); ein solcher besteht aus einer dichteren bindegewebigen Hülle (h), der Theca folliculi, der nach innen Epithelzellen aufliegen, und zwar in älteren Follikeln mehrere Schichten, die Membrana granulosa (i), besser Follikel-

Fig. 106.



Bau des Eierstocks, schematisch.

epithel genannt; an einer Stelle, gewöhnlich derjenigen, welche nach der Oberfläche des Ovarium gerichtet ist, bilden diese Zellen einen nach der Follikelhöhle vorspringenden Hügel, den Keimhügel (Cumulus oder Discus proligerus s. oophorus), der das Ei (e) umschliesst. Der ganze übrige Raum wird von einer klaren, leicht gelblich gefärbten Flüssigkeit, dem Liquor folliculi, erfüllt. Diese Form des Follikels ist indess nur die des älteren, seiner Reife entgegengehenden. Um die Bildung und Entwicklung der Eier und Follikel zu studiren, empfiehlt sich die Untersuchung des Ovarium junger Thiere. Die Entwicklung der Follikel geht nach Waldeyer von dem cylindrischen Epithel aus, das die ganze Oberfläche des Eierstocks überzieht, dem sog. Keimepithel (a); von diesem dringen Zellzapfen in das bindegewebige Stroma ein und, indem letzteres gleichfalls wächst, werden so bald kleinere, bald grössere Zellhaufen abgeschnürt, von Pflüger Ovarial- oder Eischläuche genannt (b); in diesen Schläuchen wachsen einzelne Zellen vorwiegend und bilden sich zu Eizellen um, während andere klein bleiben und sich nach Art von Epithelien um die Eizelle

herumlagern. So entstehen die jüngeren Follikel (c), in denen das Ei je nach dem Alter von einer bis mehreren Zellschichten umgeben ist, der Membrana granulosa oder dem Follikelepithel, welche den Follikel, das Ei umschliessend, ganz ausfüllen. Im weiteren Wachsthum des Follikels bildet sich zwischen den Follikelschichten eine kleine Höhle, wahrscheinlich durch Zerfall des Follikelepithels, in dieser sammelt sich immer mehr Flüssigkeit an, und so wird das Follikelepithel vom Keimhügel durch den Liq. folliculi geschieden. Die innerste, an die Zona pellucida des Eies anstossende und regelmässig gelagerte Zellschicht zeigt eine mehr cylindrische Form, man bezeichnet sie als „Eiepithel" zum Unterschied von dem Follikelepithel. Je mehr der Graaf'sche Follikel wächst, insbesondere infolge Zunahme seines Liq. foll., desto mehr tritt er an die Oberfläche des Eierstocks, bis dass seine Hülle dicht unter dem Keimepithel liegt (wie d in Fig. 106). Die Lösung des ersten Eichens zeigt den Beginn der Geschlechtsreife oder Pubertät an.

Geschlechtsreife. Die Geschlechtsreife beginnt um so früher, je kleiner das Säugethier ist; bei kleineren Säugern (Kaninchen, Meerschweinchen, Ratte) sowie bei den Vögeln bereits im ersten Jahre, bei grösseren (Katze, Hund, Schaf, Schwein) im zweiten Lebensjahre, bei noch grösseren (Pferd, Ochs, Löwe) im dritten, bei grossen Affen und beim Lama im vierten, beim Kameel im fünften, beim menschlichen Weib gegen das vierzehnte Jahr und beim Elephant erst zwischen dem zwanzigsten und dreissigsten Jahr. Mit der Geschlechtsreife erwacht der Geschlechtstrieb.

Menstruation. Brunst. Die Pubertät des Weibes ist durch den Eintritt der Menstruation angezeigt, die sich durch einen Blutausfluss aus den äusseren Geschlechtstheilen zu erkennen gibt. Die Menstruation tritt in heissen Klimaten am frühesten, in kalten Zonen am spätesten ein, bei uns im Mittel zwischen dem 14. und 16. Lebensjahre, im Orient und Ostindien zwischen dem 10. und 12. Lebensjahre. Ihre Dauer beträgt meist 3—5 Tage, selten 8 Tage oder nur 1—2 Tage. Im Mittel tritt sie alle 28—30 Tage auf und bleibt fast nur aus, wenn eine Befruchtung erfolgt ist und Schwangerschaft sich einstellt. Durchschnittlich sollen 120 bis 200 Grm. Blut abgehen; das Blut gerinnt schwerer als sonst, wahrscheinlich wegen des beigemischten alkalischen Uterinschleims. Der Quell dieser Blutung ist die Uterusschleimhaut; es findet zur Zeit der Menstruation ein starker Blutandrang nach den Geschlechtsorganen: Eierstock, Eileiter, Uterus und Vagina statt, und dieser führt im Uterus zum Bersten der oberflächlichen Gefässe der Schleimhaut, daher die Blutung; nach manchen Autoren soll auch ein Theil der Uterinschleimhaut (und zwar das Stratum epitheliale und cellulare) abgestossen werden. Ausserdem sind auch die äusseren Geschlechtstheile stark injicirt, geschwollen und succulent. Bei den meisten Frauen ist die Menstruation mit gewissen Allgemeinstörungen verbunden: Abgeschlagenheit, Kreuzschmerzen, Uebelkeit, zuweilen

Erbrechen. Der Geschlechtstrieb ist von der Menstruation unabhängig; unmittelbar nach der Menstruation sind die Frauen sehr empfänglich, doch ist die Befruchtungsfähigkeit zu keiner Zeit ausgeschlossen. Im Allgemeinen hört die Menstruation mit der Rückbildung (Involution) des Genitalapparates zwischen dem 45. und 50. Lebensjahre auf (Menopause, Climacterium). Was beim menschlichen Weibe die Menstruation, ist bei den übrigen Säugethieren die Brunst. Nach Pouchet findet sich auch hier neben der Injection der Genitalien Ausfluss eines bald mit mehr, bald mit nur sehr wenig Blut vermischten Schleimes; reichlich ist der Blutabgang nur bei Kühen, doch ist er auch beim Affen, Hund und Schwein ausgesprochen. Die Stute, die Kuh und das Schaf werden nur 1—2 Mal im Jahre brünstig und zwar in der Regel im Frühjahr, Hauskatze, Hündin und Sau 2—3 Mal, Kaninchen und Meerschweinchen noch häufiger, zuweilen 8—12 Mal. Die Dauer der Brunst ist beim Schaf 1 Tag, bei der Kuh und Stute 2—4 Tage, bei der Sau und Hündin 6—10 Tage. Brünstige Weibchen sollen einen eigenthümlichen Geruch besitzen, durch den die Männchen angelockt werden. Bei nicht erfolgter Befruchtung stellt sich die Brunst alle 4 Wochen ein, regelmässig im Frühjahr und Sommer. Die Brunst gibt sich durch Unruhe und Aufregung zu erkennen; erst gegen Ende der Brunst gestatten die weiblichen Thiere die Begattung.

Die Bedeutung der Menstruation resp. Brunst ist nach Bischoff's Entdeckung (1844) die, dass jedesmal bald in dem einen, bald in dem anderen Eierstock ein Ei zur Reife kommt. Bei dem menschlichen Weib, bei der Stute und der Kuh löst sich meist nur ein Ei, selten 2, bei der Ziege 1—4, bei der Sau, der Hündin und der Katze bis zu 10 Eier. Unter dem starken Druck des Blutes in den Gefässen der Eierstöcke transsudirt in den Follikel mehr Liquor folliculi, dadurch steigt der Innendruck des Follikels, dieser gibt an seiner schwächsten Stelle nach der freien Oberfläche zu, wo er (Fig. 106, d) dicht unter dem vorgewölbten Keimepithel (a) liegt, nach, der Follikel platzt, und so wird das Ei sammt dem Keimhügel und dem Liq. follic. auf die freie Oberfläche des Eierstocks ausgestossen. Die Eierstöcke liegen frei in der Bauchhöhle, an einer Peritonealfalte befestigt; ganz in ihrer Nähe befinden sich die Tuben mit ihren gefranzten Enden, den Fimbrien. Einige meinen nun, dass die blutgeschwellten Fimbrien sich zur Zeit, wo der Follikel berstet, eng an den Eierstock anlegen. Richtiger ist wohl, dass die Fimbrien, die mit lebhafter Flimmerbewegung ausgestattet sind, und zwar geht ihre Flimmerung in der Richtung nach dem Uterus zu, überall in ihrer Umgebung eine Bewegung der serösen Flüssigkeit des Peritonealsacks hervorbringen, und dass mittels dieser Flüssigkeitsbewegung in der Richtung nach den Tuben zu das frei in den Peritonealsack gerathene Ei in den Eileiter übergeführt wird. Dem entspricht es auch, dass ab und zu, aber immerhin nur selten, das Ei nicht in die Tuben gelangt, sondern auf der Peritonealfalte liegen bleibt und hier seine weiteren Ver-

änderungen durchmacht, event. wenn es befruchtet wird, hier die Entwicklung des Embryo statthat (Abdominalschwangerschaft). Ist das Ei in die Tuben gelangt, so wird es theils durch die Flimmerbewegung, theils durch die peristaltische Contraction der glatten Muskelfasern der Tuben nach dem uterinen Ostium befördert und gelangt weiter in die Uterushöhle. Zu dieser Wanderung vom Eierstock bis nach dem Uterus bedarf das Ei mindestens 3, nicht selten bis 8 Tage. Hier kann es, wofern es nicht befruchtet wird, zu Grunde gehen, wahrscheinlich auf dem Wege der fettigen Degeneration. Trifft das Ei jedoch mit dem Samen zusammen, so wird es befruchtet (S. 593), es fixirt sich im Uterus und kann nun zur weiteren Entwicklung gelangen.

Corpus luteum. Beim Bersten des Follikels ergiesst sich in die nur noch mit dem Follikelepithel besetzte Theca folliculi aus der inneren gefässreichen Schicht der letzteren Blut, das Follikelepithel beginnt zu wuchern und verschliesst die Oeffnung, dann zerfällt es, es bildet sich eine bindegewebige Narbe, das extravasirte Blut wird bis auf den Blutfarbstoff resorbirt, der sich häufig zu Hämatoidin-Crystallen (S. 18) umwandelt, und schliesslich bleibt als Anzeichen des Follikels ein gelber Körper zurück, das Corpus luteum (Fig. 106, k: S. 585). Dies ist also ein unfehlbares Zeichen dafür, dass ein reifes Ei aus dem Follikel ausgestossen worden ist. Findet eine Befruchtung statt, so nimmt unter dem durch die weitere Umbildung des Eies unterhaltenen Blutandrang nach den inneren Genitalien die Wucherung des Follikelepithels noch weiter zu: dadurch werden die gelben Körper bedeutend grösser, als wenn keine Befruchtung stattgefunden; man nennt erstere Corp. lutea vera, letztere spuria.

Das Vogelei, wie es aus dem Follikel ausgestossen wird, besteht aus der Dotterhaut, die den gelben Dotter umschliesst, welch' letzterer eine ausserordentlich grosse Zelle darstellt. Das Centrum des Dotters besteht aus einer grösseren Anhäufung milchiger Substanz von flaschenförmiger Gestalt; an dem Ende des Halses, dicht unter der Dotterhaut, befindet sich die Keimscheibe (auch Hahnentritt genannt), ein weisslicher Fleck von etwa 1 mm Durchmesser, in welchem das Keimbläschen eingebettet liegt. Die Keimscheibe mit dem Keimbläschen stellt den eigentlichen „Bildungsdotter" vor; nur diese beiden sind als Analogon des Säugethiereies aufzufassen. Der ganze übrige Dotter ist nur sog. „Nahrungsdotter". Beim Vogelei ist somit die Sonderung in einen protoplasmareicheren (Bildungsdotter) und in einen deutoplasmareicheren Abschnitt (Nahrungsdotter) in grösserem Umfange erfolgt. Während das Ei der Vögel durch die Tuben vorwärts bewegt wird, erhält es accessorische Umhüllungen, erstens eiweissreiche Ablagerungen, das Albumen oder Eierweiss und dann festere Schutzhüllen, die Eischalen. Die letzteren bestehen aus einer Kalkschale und aus der, dieser nach innen zu aufliegenden Eischalenhaut, welche sich am stumpfen Pol des Eies in zwei Blätter spaltet, zwischen denen sich Luft befindet. Das Albumen besteht aus mehrfachen Schichten; die consistentesten umhüllen unmittelbar die gelbe Dotterkugel und gehen von zwei diametral gegenüberliegenden Punkten derselben als spiralig (die eine rechts, die andere links) gewundene Stränge, die Chalazen oder Hagelschnüre, die eine nach dem spitzen, die andere nach dem stumpfen Pol der Schale.

Chemie der Eier. Das Ei der Säugethiere resp. der Vogeleidotter enthält Wasser, Eiweissstoffe, darunter reichlich Vitellin, ein Nucleoalbumin (S. 13), Fette (auch Lecithin und Cholesterin), der Vogeldotter auch Zucker und Lutein (S. 14), ferner unter den Aschebestandtheilen: Kali und Phosphorsäure, überwiegend über Natrium und Chlor, endlich Spuren von Eisenoxyd.

Das Eierweiss des Vogeleies enthält etwa 13 pCt. feste Stoffe, darunter 12 pCt. Albuminsubstanzen, vorwiegend Eieralbumin (S. 12), 0,5 pCt. Zucker und Spuren von Eisen und Alkalicarbonaten.

Die Zusammensetzung des Vogeleies im Ganzen ist bereits (S. 282) gegeben worden.

Die Eier, an deren ganzem Dotter sich der erste embryonale Entwicklungsvorgang, der Furchungsprocess (S. 597) vollzieht, wie bei den Säugethieren (auch Amphibien, Echinodermen etc.), bezeichnet man als *Eier mit totaler Furchung* oder *holoblastische Eier*, im Gegensatz zu denjenigen, deren Dotter in Bildungs- und Nahrungsdotter zerfällt, wie bei den Vögeln (Reptilien, Fischen, Insekten u. A.), den *Eiern mit partieller Furchung* oder *meroblastischen Eiern*; hier betheiligt sich nur der Bildungsdotter am Furchungsprocess.

Sperma. Das Secret der Keimdrüsen der männlichen Thiere, der Hoden, ist der *Samen* oder das *Sperma*. Er stellt eine weissliche zähe fadenziehende Flüssigkeit von hohem spec. Gewicht und neutraler bis alkalischer Reaction vor, die an der Luft zu einer hornartig durchscheinenden Masse eintrocknet. Der Samen enthält ausserordentlich reichlich morphotische Elemente, die *Samenkörper* oder *Samenfäden*, auch Spermatozoën oder Zoospermien genannt (von Ham und *Leeuwenhoek* [1696] entdeckt), bei den Säugethieren in so fern nach einem gemeinsamen Typus gestaltet, als sie aus einem verdickten, sich der Scheibenform nähernden kurzen ovalen oder birnförmigen Kopfende, dem Kopf, und einem langen dünnen fadenförmigen Anhang, dem Schwanz, bestehen. Zwischen dem Kopf und dem Schwanz befindet sich meist noch ein bald stäbchenförmiger, bald kugelförmiger Abschnitt, das Mittelstück, das zu der Entwicklung der Samenfäden in Beziehung steht. Bei der Untersuchung der in den Tubuli der Hoden, in den Hodencanälchen, gelegenen Zellen sieht man kleine runde einkernige und grössere runde vielkernige Zellen (mit 4 bis 20 Kernen): diese sind die Bildungsstätten der Spermatozoën und heissen deshalb auch *Spermatocyten* (Fig. 107, c). Jeder Kern einer solchen Zelle oder richtiger die färbbare Substanz (Chromatin) des Kerns, nach neuerer Auffassung auch ein Theil der Zellsubstanz, wandelt sich in den Kopf eines Samenfadens um, während der Schwanz sich nur aus dem Zellprotoplasma bildet, dann treten beide aus der Zelle hervor; Reste des Kerns haften den Samenkörpern als körnige Kugeln an, sie stellen die Anlage des „Mittelstücks" vor (bei a, c, d), das weiterhin immer mehr an Grösse abnimmt. Man nennt jene Samenfäden, welche noch das Mittelstück als Kappen

an den Köpfen oder als Anhänge an den Fäden zeigen, „unentwickelte oder unreife“ Samenkörperchen.

Beim Menschen (Fig. 107, a unreif, b reif) zeigen die Samenkörper ein ovales Köpfchen mit verdicktem unteren Rand, erscheinen daher in der Seitenansicht birnförmig, ihre Länge beträgt etwa $1/_{20}$ Mm.; ähnlich nur etwas mehr eiförmig sind die Samenkörper des Affen. Beim Hunde (c) ist das Kopfstück birnförmig, beim Kater eiförmig. Ebenso ist das Kopfstück nahezu eiförmig, aber an beiden Seiten gleichmässig abgeplattet beim Stier (d), Pferd, Schaf, Schwein; sehr ähnlich, aber nach dem unteren Ende abgestutzt, beim Kaninchen. Ratten und Mäuse (f) haben unter den Säugethieren die längsten Samen-

Fig. 107.



Samenkörperchen und ihre Entwicklung.

körperchen ($1/_7$ Mm.); sie bestehen aus einem beilförmigen Köpfchen, an das sich der Faden wie der Stiel des Beils ansetzt. Bei der Fledermaus (e) ist der Kopf abgestutzt oval; der Faden setzt sich erst an das relativ lange stäbchenförmige Mittelstück an. Bei den Singvögeln (g) ist der Kopf an beiden Enden spitz ausgezogen und korkzieherförmig gewunden; hier finden sich die längsten Samenkörper, bis zu $1/_3$ Mm. Länge und darüber. Bei den Fröschen (h) ist der Kopf drehrund bis leicht walzenförmig.

Unter dem Mikroskop lassen die Samenkörperchen eine lebhaft peitschende Bewegung erkennen, vermöge deren sie sich fortbe-

wegen, und zwar ist nur der Faden oder Schwanz das activ bewegende, der Kopf wird durch die Bewegungen des Fadens mitfortgeschleift. Die Schnelligkeit der Fortbewegung beträgt nur ca. 0,1 Mm. in der Secunde. Die Bewegung der Samenkörper ist der Flimmerbewegung (S. 317) an die Seite zu stellen, nur dass hier die flimmernde Zelle eine einzige lange Geissel trägt. All die Agentien, welche die Flimmerbewegung beeinträchtigen und sistiren (S. 318), thun dies auch bei den Samenkörperchen; und in gleicher Weise wie die erlöschende Flimmerung durch Zusatz verdünnter Alkalien ($^1/_4$—$^1/_2$ proc. Lösungen von Aetz-, kohlensauren, phosphorsauren Alkalien) wieder angeregt wird, ist dies auch bei den Samenkörpern der Fall.

Mittels des Saugfilters lässt sich aus dem (mit etwas Essigsäure versetzten) Samen die Samenflüssigkeit, das Plasma des Samens, frei von Samenkörperchen erhalten. Dies Plasma, von neutraler Reaction, enthält Serumalbumin und Albumose.

Auf seinem Wege von dem Nebenhoden nach aussen vermengt sich der Samen mit den Secreten der accessorischen Drüsenapparate (Samenbläschen, Prostata). Der aus der Harnröhre ausgetriebene, ejaculirte Samen ist von äusserst zäher klebriger gallertartiger Beschaffenheit und einem eigenthümlichen Geruch (nach Hornspähnen); beim Eintrocknen an der Luft liefert er charakteristische prismatische Krystalle (Spermakrystalle).

Das Sperma des Pferdes soll 18 pCt., das des Ochsen 17,6 pCt. feste Theile enthalten, ejaculirtes Menschensperma nur 10 pCt. Von Eiweisskörpern findet sich neben Albumin und Albumose des Plasma: Nuclein (S. 22), herrührend von dem Kopfe der Samenkörper, der sich aus dem Zellkern entwickelt, ferner eine von Miescher entdeckte eigenthümliche Amidbase, das Protamin; von Fettkörpern: Cholesterin, Lecithin und Fette; von Salzen vorwiegend Kalk- und Magnesiumphosphat.

Bildung des Sperma. Wie die Bildung reifer Eier, so beginnt auch die Bildung reifen, d. h. befruchtungsfähigen Samens erst mit dem Eintritt der Pubertät oder Geschlechtsreife, in unserem Klima etwa um das 15. bis 16. Jahr, bei den übrigen männlichen Säugethieren etwa zu gleicher Zeit oder nur wenig später als die Geschlechtsreife der entsprechenden Weibchen (S. 586); zugleich damit erwacht der Geschlechtstrieb des männlichen Thieres. Die Absonderung des Samens erfolgt nur bei directer oder reflectorischer Erregung des im Lendenmark gelegenen Centrums für die Ejaculation (S. 433, 434). Wird ein männliches Thier der Hoden beraubt (castrirt), so bleiben eine Reihe von Veränderungen aus, deren Gesammtheit zum Begriff der Pubertät gehören: Bartwuchs, männlicher Habitus, Auswachsen des Kehlkopfes und damit eine kräftigere und tiefere Stimme. Ein Castrat nimmt daher eine zwischen Mann und Weib liegende Beschaffenheit an, die Stimme bleibt Fistelstimme (S. 390), der Bartwuchs bleibt aus. Ein castrirter Hirsch bekommt kein Geweih, ein castrirter Stier bekommt Hörner, die denen der Kuh ähnlich sind.

Begattung. Bei den Säugethieren wird die Befruchtung d. h. der Contact des Samens mit dem Ei durch die Begattung herbeigeführt. Diese besteht darin, dass das männliche Thier sein Begattungsglied, den Penis, in gesteiftem „erigirten" Zustand in den Genitalschlauch des Weibchens einführt und in demselben nach Art eines Spritzenstempels hin und her bewegt. Infolge der durch die Friction bewirkten mechanischen Reizung der Nerven des Penis läuft eine sensible Erregung zum Lendenmark hinauf, die reflectorisch eine Samenentleerung auslöst (S. 434); der Akt selbst ist mit einem als Wollust (S. 505) bezeichneten Allgemeingefühl verbunden. Zunächst wird das Sperma durch peristaltische Bewegungen der Samenleiter und Samenblasen in die Harnröhre hineingeworfen und von hier durch rhythmische Contractionen der Mm. bulbo- und ischiocavernosi in Absätzen herausgeschleudert. Die Erection kommt durch Stauung des Blutes in den Schwellkörpern des Penis zu Stande. Die Schwellkörper enthalten ein von Fortsätzen der bindegewebigen Hülle, der sog. Albuginea, nach innen gebildetes communicirendes Höhlensystem, in dessen mit glatten Muskelzellen und elastischen Fasern ausgestatteten Septa die Arterien rankenförmig verlaufen und z. Th. frei in die Hohlräume enden. Das Gleiche ist mit den Venen der Fall, sodass das einströmende Blut die Hohlräume durchsetzen muss und erst aus diesen durch die offenen Venenanfänge zurückfliessen kann. In der Norm werden die glatten Muskelfasern der Septa ebenso wie die Gefässe in einem Zustande mittlerer Contraction, in einem Tonus, erhalten, sodass die von den Septa gebildeten Einzelhohlräume nur klein sind, daher nur eine mässige Menge Blut die Schwellkörper erfüllt. Kommt infolge geschlechtlicher Erregung eine reflectorische Reizung der, den Vasodilatatoren (S. 489) angehörigen Nn. erigentes zu Stande, welche aus dem 2. (und 3.) Sacralnerven entspringen und nach Nikolsky in ihrem Verlauf Ganglienzellen tragen, so erweitern sich die Lumina der Blutgefässe ad maximum; es findet ein ausserordentlich starker Zufluss von Blut zu den Schwellkörpern statt, das Blut staut sich in den weiten Hohlräumen an und zwar um so mehr, als der Abfluss des Blutes durch die reflectorische Contraction der Mm. bulbo- und ischiocavernosi sowie der Transversi perinei gehemmt wird, daher auch die Arterien stärker pulsiren: die strotzende Blutfüllung führt so zur Steifung des Gliedes. Das Centrum im Lendenmark beherrscht auch die Erection, denn nach Zerstörung des Lendenmarks bleibt nach Goltz, wie nach pathologischer Veränderung des Rückenmarks (Tabes dorsalis), jede Erection aus; vom Lendenmark treten die Nn. erigentes ab. Ebenso wie auf reflectorischem Wege kann das Centrum für die Ejaculation vom Hirn aus durch die Vorstellung sexueller Erregung und ferner direct durch dyspnoïsches Blut gereizt werden, daher bei Erhängten und Geköpften die Ejaculation eine häufige Erscheinung ist.

Auch beim Weibe erfolgt eine Erection, die sich indess auf die Schwellkörper der Clitoris und die Bulbi vestibuli beschränkt. Ebenso scheint ein der

Ejaculation entsprechender Reflexakt auf der Höhe der sexuellen Erregung zu erfolgen, nämlich eine reflectorisch ausgelöste peristaltische Bewegung der Tuben und des Uterus; zugleich wird bei der Verkleinerung der Uterushöhle ein Theil des Uterusschleims in die Scheide ausgepresst, dabei richtet sich der Uterus auf und senkt sich gegen die Scheide abwärts. Wenn weiterhin nach Ablauf der Erregung der Uterus allmälig erschlafft, so kann er das vor die Oeffnung des Scheidentheils geworfene Sperma in seinen Hohlraum aspiriren.

Ursache der Befruchtung. Dass übrigens die Begattung d. i. die innerliche Befruchtung für die Befruchtung selbst von keiner directen Bedeutung ist, hat bereits Spallanzani (1768) gezeigt. Es gelang ihm dadurch Befruchtung herbeizuführen, dass er den Samen eines Hundes mittels erwärmter Spritze in den Genitalschlauch einer läufigen Hündin einspritzte. Es genügt zur Erzielung der Befruchtung, dass reifer Samen mit dem reifen Ei in Berührung kommt, wie dies bei Fröschen und Fischen nicht nur leicht sich zeigen lässt, sondern auch für die durch die Versuche von S. L. Jacobi (1764) sowie von Rusconi angebahnte künstliche Fischzucht von eminent praktischer Bedeutung geworden ist. Nimmt man nach Spallanzani die strotzenden Hoden eines Frosches, den man aus der Umarmung des Weibchens reisst, zerquetscht den Hoden und tropft die so hergestellte Flüssigkeit über ausgebreiteten Froschlaich, so sieht man binnen Kurzem, als erstes Symptom der Befruchtung, am Ei das Abheben der Eihaut eintreten. Es kommt also Befruchtung zu Stande durch unmittelbaren Contact des reifen Samens mit dem reifen Ei, gleichviel wo und wie dieser Contact herbeigeführt wird; daher bleibt die Befruchtung aus, sobald auch nur das dünnste undurchdringliche Medium sich zwischen Samen und Ei befindet. Trennt man durch ein Saugfilter die Samenkörper vom Samenplasma, so lässt sich zeigen, dass das Filtrat unwirksam ist, dass aber schon eine Spur der auf dem Filter zurückgebliebenen Samenkörper zur künstlichen Befruchtung genügt. Es sind also die Samenkörper einzig und allein das befruchtende Element; haben die Samenkörper ihre Beweglichkeit eingebüsst, so erweisen sie sich ebenfalls für die Befruchtung unwirksam. Die Verdünnung des Samens, die zur Befruchtung ausreicht, ist sehr gross; nach Spallanzani erweist sich Samen noch befruchtungsfähig, wenn er auf das 3—9000fache verdünnt und davon auch nur ein Tropfen auf Froscheier aufgeträufelt wird. Es genügt eben, wenn auch nur ein Samenkörper mit dem Ei in Contact kommt, wie dies O. Hertwig und Fol bestimmt beobachtet haben (S. 598).

Von dem in den Genitalschlauch des weiblichen Thieres ejaculirten Samen gelangt ein Theil der Samenkörper, Dank der ihnen eigenthümlichen Beweglichkeit in die Uterushöhle, vielleicht auch durch eine Saugwirkung seitens des erschlaffenden Uterus (s. oben) unterstützt; bei den Wiederkäuern, Einhufern und beim Hund

scheint der Samen direct bis in den Cervix uteri ausgespritzt zu werden. In der Uterushöhle hat Bischoff bei der Hündin bereits $^1/_4$ Stunde nach der Begattung Samenkörper gefunden, nach 1 Stunde im Eileiter, nach mehreren Stunden sogar schon in dem abdominalen Ende der Tuben; sie dringen so bis auf die Oberfläche der Ovarien vor. Beim Kaninchen traf Hensen die Samenkörper bereits $2^3/_4$ Stunden nach dem Belegen auf den Ovarien. Begegnen sie auf diesem Wege einem frisch gelösten oder vor einiger Zeit gelösten Ei, so kann die Befruchtung, wo auch immer, erfolgen, wofür die nicht allzu seltenen Abdominal- resp. Tubenschwangerschaften sprechen. Während sich das Ei aus dem Eierstock nach dem Uterus zu bewegt (S. 588), kommen die Samenkörper ihnen gewissermassen entgegen. Da nach Beobachtungen am Hunde ein Theil der bei der Begattung eingespritzten Samenkörperchen nicht selten noch acht Tage lang seine Beweglichkeit bewahrt, kann Befruchtung auch noch längere Zeit nach der Begattung erfolgen, wofern in der Zwischenzeit ein neues Ei zur Reife und Lösung gelangt.

Ueber den Vorgang der Befruchtung sind wir nur bei den Insecten, Amphibien, Fischen und Echinodermen durch Barry (1850), Newport, Bischoff u. A. unterrichtet. Hier zeigt die Zona pellucida der Eier eine Oeffnung, die sog. Micropyle, und durch diese hat man Samenfäden direct eindringen sehen; auf ihre weiteren Schicksale im Innern des Eies haben wir noch zurückzukommen (S. 598). Bei dem Säugethierei ist es bisher noch nicht gelungen, solche Micropyle aufzufinden.

Bastardzeugung. Meist begatten sich nur Thiere derselben Species; doch kommt auch bei Begattung von Thieren desselben Genus, aber verschiedener Species Befruchtung zu Stande, so von Pferd mit Esel, Hund mit Wolf, Hund mit Fuchs, Schaf mit Ziege, Ziege mit Steinbock, Ziege mit Gemse, Löwe mit Tiger, Kaninchen mit Hase. Man bezeichnet diese Art der Zeugung als Bastardzeugung und die aus solcher Zeugung hervorgehenden Thiere, die eine Mittelform beider Eltern zeigen, als Bastarde. Bastarde sind in der Regel unfruchtbar, weil ihre Geschlechtsorgane (Hoden, Eierstock) meistens merklich verkümmert sind; nur die von Ziege und Schaf, Ziege und Steinbock können ihre Fortpflanzungsfähigkeit bewahren. Auch von Hasen und Kaninchen will man geschlechtlich ganz ausgebildete, zeugungs- und befruchtungsfähige Bastarde erhalten haben. Maulthierstuten sollen ausnahmsweise sowohl von männlichen Pferden als Eseln befruchtet werden können; häufig kommt es indess nach kürzerer oder längerer Dauer der Trächtigkeit zum Verwerfen. In den seltensten Fällen werden die Jungen ausgetragen; doch sind sie dann schwächlich, wenig ausgebildet und steril.

Parthenogenesis. Bei den Insecten (Bienen, Wespen), Crustaceen (Daphnien) u. A. kommt neben der doppelgeschlechtlichen auch eine eingeschlecht-

liche Zeugung vor, die man als „Parthenogenesis“ (jungfräuliche Zeugung) bezeichnet, doch werden bei letzterer meist nur männliche oder nur weibliche, selten Individuen beider Geschlechter erzeugt. Die in dieser Hinsicht so interessanten Verhältnisse der Bienen sind durch Dzierzon, v. Berlepsch und v. Siebold festgestellt worden. Der Bienenstaat setzt sich zusammen aus einem Weibchen mit vollkommen entwickeltem Geschlechtsapparat, der sog. Königin, aus Weibchen mit verkümmerten Geschlechtstheilen, den Arbeiterinnen, und aus den männlichen Bienen, den Drohnen. Bei dem Ausflug aus dem Bienenstock, dem sog. Hochzeitsflug, wird die Königin von einer der Drohnen begattet und kehrt mit gefüllter Samentasche in den Stock zurück. Sie legt nun in die einzelnen Zellen, die Waben, Eier; zu den in grosse Zellen gelegten Eiern lässt sie einen Theil des Samens aus ihrer Samentasche hinzu und befruchtet sie so, die in die kleinen Zellen gelegten Eier bleiben unbefruchtet. Aus den befruchteten Eiern entwickeln sich zeugungsunfähige Arbeiterinnen, aus den unbefruchteten Eiern Drohnen. Ist die Königin flügellahm, sodass sie nicht ausfliegen, also auch nicht befruchtet werden kann, so wird sie drohnenbrütig, erzeugt nur Drohnen, oben dies ist der Fall, wenn sie ihren Samenvorrath bereits ausgegeben hat. Stirbt die Königin, so wird eine der Arbeiterinnen von den übrigen besonders reichlich (mit dem sog. Königinnenbrod) ernährt und dadurch zur Königin erzogen.

Hermaphroditismus. Alle Wirbelthiere und die Mehrzahl der Wirbellosen sind getrennten Geschlechtes derart, dass das eine nur Samen, das andere nur Eier producirt; doch finden sich bei den Wirbellosen auch solche, welche zugleich männliche und weibliche Geschlechtstheile haben, Samen und Eier produciren. Solchen Zwittern oder Hermaphroditen begegnen wir unter den Schnecken und einigen Entozoën. Unter diesen Hermaphroditen findet Selbstbegattung nur bei den Bandwürmern statt, bei anderen begatten sich je zwei Individuen über's Kreuz.

Fruchtbarkeit der verschiedenen Thierklassen. Nach Leuckart producirt günstigen Falles

Mensch jährlich	1 Mal	1 Junges
Elephant alle 3—4 Jahre .	1 „	1 „
Kameel und Pferd alle 2 Jahre	1 „	2 „
Kuh und Hirsch jährlich .	1 „	1 „
Schaf und Ziege „ .	1—2 „	1—2 „
Katze . . . . „ .	2 „	3—6 „
Hund . . . . „ .	2 „	4—10 „
Schwein . . . „ .	2 „	6—12 „
Hase . . . . „ .	2—3 „	2—5 „
Kaninchen . . . „ .	5—8 „	4—7 „
Maus . . . . „ .	4—6 „	4—10 „

Je grösser also eine Thierspecies ist und je länger ihre Lebensdauer, desto geringer ist ihre Productivität, sodass demnach zwischen Vergänglichkeit und Productivität eine für die Erhaltung der Art ausserordentlich günstige Proportionalität besteht.

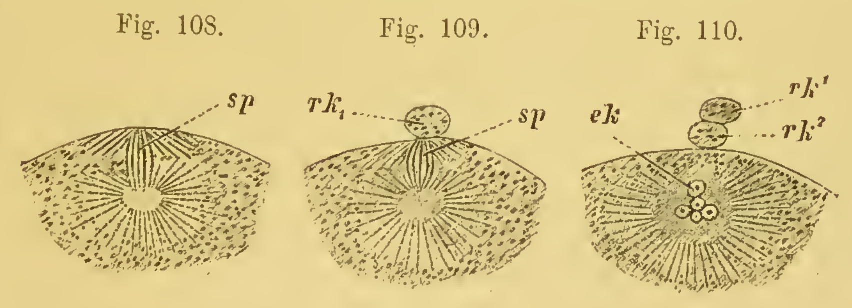
Entstehung der Arten. Oben wurde die Zeugung als derjenige Vorgang definirt, durch welchen die Erhaltung der Art gesichert wird. Gegen die althergebrachte Meinung, dass die vorhandenen Thierspecies als solche erschaffen worden sind und feste unabänderliche Formen darstellen, hat sich immer mehr die Anschauung Bahn gebrochen, dass eine fortwährende, über Jahrtausende sich erstreckende, äusserst allmälige Umwandlung der einfachen früheren Formen zu den höheren und complicirter gebauten stattgefunden habe und auch noch jetzt stattfinde (Descendenz- oder Transmutationslehre). Diese Umbildung der Arten soll durch verschiedene Einflüsse bewirkt werden. Einmal tragen dazu die mit eintretendem Wechsel in Klima und Wohnort gesetzten Aenderungen der Lebensbedingungen bei; nur die Thiere, welche sich dem Klima und dem Boden, in oder auf dem sie leben, anzupassen vermögen, erhalten sich und können sich fortpflanzen, während die anderen derselben Art zu Grunde gehen. Das wichtigste Moment für die fortschreitende Entwicklung gibt eine von Charles Darwin (1859) nachdrücklich vertretene Anschauung, die bereits durch ein reiches Beweismaterial gestützt wird. Sie ist für die naturwissenschaftliche Betrachtung so bedeutsam, dass es sich verlohnt, sie wenigstens in ihren wesentlichsten Zügen vorzuführen. Von den verschiedenen Thieren eines und desselben Wurfs zeigen einzelne kleine Abänderungen; die einen zeichnen sich durch stärkeren Knochenbau, die anderen durch längeren Gliederbau, wieder andere durch besondere Entwicklung des Muskelsystems, andere durch besondere Ausbildung ihres Pelzes aus u. s. f. Ein Theil dieser Abänderungen erweist sich im späteren Leben dem betreffenden Thiere nützlich oder schädlich oder gleichgültig. So wird ein Thier durch die grössere Länge seiner Beine befähigt, seine Beute leichter zu erhaschen und seinen Widersachern schneller zu entfliehen, ein anderes Thier derselben Art durch grosse Körperkraft und Zähigkeit befähigt, seinen Widersachern besser zu widerstehen, ein drittes durch die Ausbildung seines Pelzes, die Unbilden des Klimas zu ertragen u. A. m., kurz durch diese nützlichen Abänderungen werden sich die damit begabten Thiere im Vortheil befinden gegenüber den anderen Thieren ihrer Art, insofern sie sich leichter den äusseren Lebensbedingungen anzupassen vermögen. Durch weitere Entwicklung und Vererbung jener vortheilhaften Abänderungen wird dieser Vorzug bei den folgenden Generationen noch sich steigern (Gesetz der Anpassung und Vererbung). Indem nun die minder bevorzugten Thiere derselben Art weniger befähigt sind, den schädlichen Einflüssen sei es des Klimas oder der Bodenbeschaffenheit oder ihrer Widersacher zu widerstehen, gehen sie allmälig zu Grunde, und es erhalten sich so nur die in einer der erwähnten Richtungen bevorzugten Abarten. Das Leben der Thiere ist somit ein steter Kampf um's Dasein, bei dem diejenigen Formen die Oberhand behalten, welche mit gewissen Vorzügen vor anderen Thieren derselben Art ausgestattet sind. In derselben Weise wie

ein Thierzüchter stets die durch Grösse, Knochenbau, Schönheit, Farbe u. s. w. bevorzugten Thiere seiner Heerde zur Nachzucht wählt und aus ihnen wieder Junge erzielt, bei denen die Vorzüge der Elternthiere noch gesteigert erscheinen, und nach diesem Principe weiter züchtend geradezu erstaunliche Abänderungen in den Formen erhält, in derselben Weise findet nach Darwin in der Natur gleichsam eine Zuchtwahl statt, indem einzelne vor den anderen Thierformen bevorzugte im Kampf um das Dasein die Oberhand behalten und auf diese Weise durch weitere Entwicklung dieser Vorzüge in einer Reihe von Generationen sich Formen ausbilden, ausgezeichnet durch Stärke, Geschwindigkeit, Schlauheit u. s. w., während die Mittelformen zu Grunde gehen. Man bezeichnet diese Theorie von Darwin als die natürliche Zuchtwahl oder Selectionstheorie. Nach dieser Entwicklungstheorie ist man geneigt, alle Thierarten auf gemeinschaftliche Grundformen oder Gattungen zurückzuführen und diese wieder von einfacheren Urformen abzuleiten. Man könnte im Verfolg dieser Anschauung zwischen den einfachsten Organismen und den höchsten existirenden Thierformen, dem Affen und dem Menschen, allmälig eine Brücke schlagen, doch weist die Reihe der bisher bekannten Mittelglieder noch beträchtliche Lücken auf.

Die Entwicklung des befruchteten Eies.

Reifeerscheinungen der Eier. Während man früher geglaubt, dass das aus dem Eierstock ausgestossene Ei reif, d. h. direct befruchtungsfähig ist, haben neuere Untersuchungen von Bütschli, O. Hertwig, van Beneden u. A. geneigt, dass dies nicht der Fall ist, sondern dass die Eier erst noch eine Reihe von Veränderungen durchmachen müssen, die man als „Reifeerscheinungen“ zusammenfasst. Dieselben vollziehen sich bei manchen Thieren z. B. Echinodermen zum Theil schon im Eierstock. Der Eizellenkern, das Keimbläschen schrumpft, der Keimfleck wird undeutlich und löst sich auf, und es bildet sich aus Theilen des sich auflösenden Keimflecks oder aus einem Theil der

Fig. 108. Fig. 109. Fig. 110.



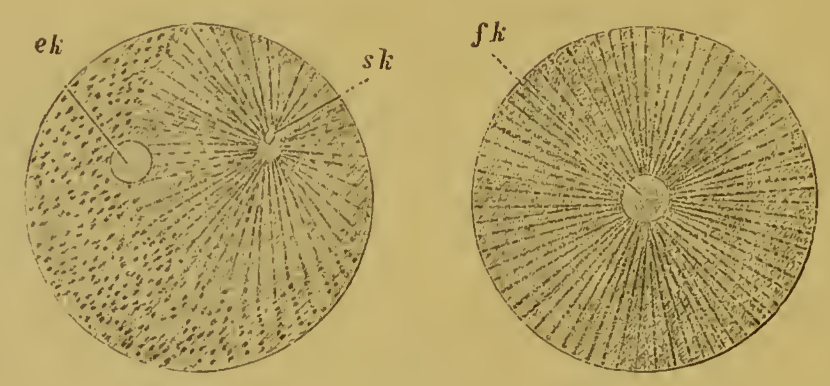
Reifeerscheinungen des Eies[1]).

[1]) In den Figuren ist nur der eine Eipol, an dem die Erscheinungen sich abspielen, dargestellt.

Kernsubstanz des Keimbläschens eine Kernspindel (Fig. 108, sp), welche bis an die Oberfläche des Dotters emporrückt. An der Stelle nun, wo die Spindel mit ihrem einen Ende an die Oberfläche des Dotters anstösst, schnürt sich ein Theil des hier etwas vorgewölbten Dotters mit der Hälfte der eben erwähnten Kernspindel los und bildet so einen dem Ei anliegenden Körper, Richtungskörper (Fig. 109, rk_1), auch „Polzelle“ genannt, dann durch nochmalige Abschnürung, die beide Male einer Zelltheilung gleichzusetzen ist, ein zweiter Richtungskörper (Fig. 110, rk_2). Beim zweiten Knospungsprocess bleibt die Hälfte der Kernspindel in der Dotterrinde zurück und wandelt sich in den Eikern (Fig. 110, ek). auch „weiblicher Vorkern“ genannt, um. Nunmehr ist das Ei reif.

Befruchtungsprocess. Die Befruchtung selbst vollzieht sich nach den Beobachtungen von van Beneden, Hertwig, Fol u. A., wie folgt. Bei gesunden Eiern dringt in der Regel nur ein Samenkörper in das Ei hinein; während der fadenförmige Schwanz verschwindet und sich darin aufzulösen scheint, bildet sich der Kopf zu einem kleinen rundlichen oder ovalen Körperchen um, der Samen- oder Spermakern (Fig. 111, sk), auch „männlicher Vorkern“ ge-

Fig. 111. Fig. 112.



Befruchtungsprocess.

nannt; um diesen Kern ordnet sich das Protoplasma der Eizelle radiär an, sodass eine Strahlenfigur entsteht. Nunmehr bewegen sich Ei- und Samenkern auf einander zu, treffen nahe der Mitte des Eies zusammen und verschmelzen mit einander zu dem ersten Furchungskern (Fig. 112, fk); an letzterem, um den die ganze Dottermasse strahlig angeordnet ist, spielen sich dann die zur Zelltheilung führenden weiteren Veränderungen ab. Bei manchen Thieren, namentlich den Selachiern, dringen eine Reihe von Spermatozoen in's Ei ein, sog. Polyspermie.

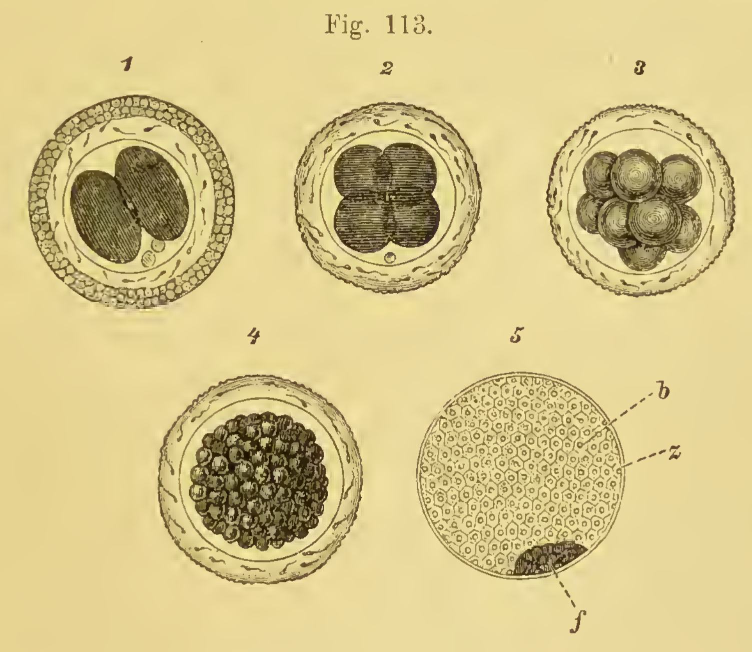
Es sind aber auch Fälle (bei Ascaris megalocephala, bei Seeigeln etc.) bekannt geworden, in denen es zu einer wirklichen Vereinigung (Copulation) vom männlichen und weiblichen Vorkern nicht kommt. Vielmehr bleiben hier, trotz der Aneinanderlagerung beider Kernarten, die chromatischen Bestand-

theile derselben (Chromosomen) lange Zeit, bis in die Furchung hinein, von einander getrennt; es gehen also die männlichen und die weiblichen Kernfäden unvermischt in die Theilungsproducte über. Es scheint, neueren Untersuchungen zu Folge, dieser Modus der Befruchtung weiter verbreitet zu sein, als derjenige, bei welchem Ei- und Spermakern völlig verschmelzen.

Das Wesentliche der Befruchtung ist also die Vereinigung, Copulirung (oder auch nur die Aneinanderlagerung) zweier geschlechtlich differenzirter Zellkerne, des weiblichen Eikerns und des männlichen Samenkerns (weiblicher und männlicher Vorkern).

Furchung. An die Befruchtung schliesst sich meist unmittelbar die weitere Entwicklung an, die damit beginnt, dass die befruchtete Eizelle sich in eine an Zahl immer mehr zunehmende Menge von Zellen theilt, welche die Bausteine für den zu bildenden Embryo abgeben; man nennt diesen Process: die Furchung (Fig. 113, 1—4). Der Furchungskern streckt sich in die Länge, während sich zwei neue Strahlungen des Eiprotoplasmas um die Pole

Fig. 113.



Furchung des Eies und Bildung der Keimblase.

des sich streckenden Kerns entwickeln, dann theilt er sich in der Mitte, sodass, indem beide Kernhälften in entgegengesetzter Richtung auseinanderweichen, zwei bläschenförmige Tochterkerne entstehen, dann erfolgt eine stets meridionale Einschnürung des Dotters in der Mitte, welche immer tiefer greift, und so entstehen zwei Dotterkugeln oder Furchungszellen (Fig. 113, 1), von denen jede einen hellen Fleck, einen Kern enthält. (Die peripherstcn Zelllagen in Abbildung 1 stellen die mit dem Ei zugleich ausgestossenen Zellen des Follikelepithels vor.) Diese Furchung ist zugleich die Andeutung für die Anlage der rechten und linken Kör-

perhälfte. In derselben Weise erfolgt die Theilung beider Furchungskugeln in je zwei, sodass nunmehr vier Furchungskugeln (2) entstehen; auch diese theilen sich wieder, es entstehen so acht Furchungskugeln (3), und so geht der Process immer weiter; aus 8 werden 16, aus 16 werden 32, aus 32 werden 64 Kugeln. Schliesslich besteht der Dotter aus einer grossen Zahl dicht an einander gelegener und stark lichtbrechender membranloser Kugeln, so dass er mit einer Maulbeere Aehnlichkeit hat; man spricht daher von „Maulbeerform des Eies“ oder der Morula (4). Mit der Bildung der Morula ist der Process der Furchung beendet. Während der Furchung ist das Ei etwas grösser geworden. Dieser Process spielt sich in der Regel schon ab, während das Ei aus dem Ovarium durch den Eileiter sich bewegt, und nur selten erst an dem schon in den Uterus gelangten Ei. Während des Furchungsprocesses verschwinden auch die dem aus dem Ovarium ausgestossenen Ei anhaftenden Reste des Follikelepithels (1). Höchst wahrscheinlich ist der Furchungsprocess am Hundeei etwa nach 5 Tagen, am Kaninchenei nach ca. 3 Tagen beendet.

Bildung der Keimblase und Keimblätter. Weiter tritt mitten in der Morula zuerst nur wenig, dann immer mehr eiweisshaltige Flüssigkeit auf, die von aussen, wie es scheint aus dem Uterus, eindringt. Je mehr die Flüssigkeitsmenge zunimmt, desto mehr werden die Furchungskugeln an die Peripherie, an die Dotterhaut (Zona pellucida) verdrängt und bilden nun eine einfache, dem Pflasterepithel ähnliche Wandschicht (Fig. 113, 5, b) von stark abgeplatteten hexagonalen Zellen, welche die Dotterhaut (z) innen vollständig auskleidet; die so entstehende kuglige Blase ist die Keimblase (5), auch „Blastulaform des Keimes“ genannt. Ein Rest der kleineren, am meisten central gelegenen Furchungskugeln, der sich an der Bildung der Keimblase nicht betheiligt hat, wird an den einen Pol der Keimblase, welchen man Blastoporus nennt, gedrängt und bildet so einen nach innen vorspringenden Hügel (5, f), aus grösseren, mehrfach übereinander geschichteten Zellen bestehend. Diesen Pol des Eies, an dem sich eine mindestens doppelte Schicht von Zellen findet und der als dunkler runder Fleck erscheint, nennt man Embryonalfleck (Area embryonalis) und die wandständige einfache Lage von Zellen: das äussere Keimblatt oder Ektoderm, auch Epiblast, die nur am Embryonalfleck gelegene innere Schicht: inneres Keimblatt oder Entoderm, auch Hypoblast. Beim Kaninchenei erscheint der Embryonalfleck etwa am 5. Tage, beim Ei vom Menschen, Hund, Wiederkäuern und Dickhäutern am 10. bis 12. Tage. Nun wächst das Entoderm immer mehr durch Wucherung seiner Zellen nach dem, dem Embryonalfleck gegenüberliegenden „vegetativen“ Pol und bildet bald eine concentrische innere Lage von Zellen, so dass das Ei nunmehr einer zweischichtigen Keimblase entspricht. Während dessen ist eine nur auf die Gegend des Embryonalflecks beschränkte Verdickung des äusseren Keimblatts erfolgt, der Em-

bryonalfleck hat eine mehr birnförmige Gestalt angenommen „Embryonalschild". Nur die kleine als Embryonalschild bezeichnete, nabelförmig vorspringende Verdickung der Keimblase, die sich mehr oder weniger von der übrigen Kleimblase abschnürt und über deren Niveau erhebt, wird in den Embryo umgewandelt. Durch fortschreitende Zellwucherung, Ausstülpung und Faltung entsteht aus den primären Keimblättern ein mittleres Keimblatt, Mesoderm oder Mesoblast. Aus diesen drei Blättern baut sich der Embryo auf, und zwar entsteht aus dem Ektoderm: die äussere Haut mit Haaren und Drüsen, die Horngebilde der Haut, ferner das gesammte Nervensystem, das Epithel der Sinnesorgane (Auge, Ohr, Mundhöhle), die Augenlinse; aus dem Mesoderm: Muskeln, Bindesubstanzen (Bindegewebe, elastisches Gewebe, Fettgewebe, Knorpel, Knochen, Zahnbein), Blutgefässe, Harn- und Geschlechtswerkzeuge; aus dem Entoderm: das Epithel des Darmrohrs nebst den Anhangsdrüsen des Darmkanals (Leber, Pancreas) und das Epithel des Respirationsapparates (Kehlkopf, Trachea, Bronchien, Lungen).

Auf Grund neuerer Untersuchungen von Huxley, Kowalewsky, Ray-Lankaster, Haeckel u. A. wird der Vorgang der Keimblätterbildung, nach Hertwig's Darstellung, jetzt etwa so aufgefasst: Aus der Keimblase entwickelt sich durch Einstülpung eines Theiles ihrer Oberfläche eine zweiblätterige Form, die Becherlarve oder Gastrula. Die beiden Lamellen des Doppelbechers sind das äussere und das innere Keimblatt; der die beiden Blätter trennende Spaltraum ist die obliterirte Furchungshöhle, der durch die Einstülpung entstandene Hohlraum ist die Urdarmhöhle, seine Oeffnung nach aussen der Urmund.

Um den Aufbau der einzelnen Organe der Frucht aus den drei Keimblättern zu verstehen, empfiehlt es sich den Körper der Thiere so zu betrachten, wie er sich in seiner einfachsten Form beim niedersten Wirbelthiere, dem Lanzetfischchen (Amphioxus lanceolatus), darstellt, nämlich als bestehend aus einer weiten cylindrischen Röhre, der eine engere cylindrische Röhre aufsitzt und mit der grösseren auf ein Stück der Circumferenz in ganzer Länge fest verwachsen ist. Das grössere Rohr, dessen Lichtung dem Lumen des Darmrohrs entspricht, besteht von innen nach aussen aus folgenden concentrischen Schichten: Darmepithel, Darmschleimhaut, viscerales Blatt der Serosa (der Brust- und Baucheingeweide), parietales Blatt der Serosa, Rumpfmuskeln, Rumpfknochen, Rumpfhaut der Bauchfläche und der Seitentheile der Rückenfläche. Zwischen der parietalen und visceralen Serosa bleibt ein schmaler Zwischenraum, die Anlage der Brust- und Bauchhöhle (Pleuroperitonealhöhle). Das engere Rohr, dessen enges Lumen dem Centralcanal des Nervensystems entspricht, besteht von innen nach aussen aus dem Rückenmark, dessen Häuten, den Wirbelringen, den Muskeln, welche das Wirbelrohr umgeben, und der Haut des mittleren Theils der Rückenfläche. Die ganze Anlage ist rechts und links gleichmässig angeordnet, bilateral-symmetrisch zu denken.

Medullarrohr und Hornplatten. Wir verliessen die Keimblase in dem Zustande, wo dieselbe infolge von Wucherungsvorgängen im Bereich des Embryonalflecks die drei Blätter gebildet

hatte. Nun erfolgt die Zellwucherung am Embryonalfleck vorherrschend peripher, dadurch wird der periphere Theil, der Rand dunkler als die Mitte, und man unterscheidet nun die hellere Mitte, welche zunächst eiförmig ist, als hellen Fruchthof, Area pellucida, und den dunkleren Rand als dunklen Fruchthof, Area opaca. Diese Bildung erscheint am Kaninchenei etwa am 7. und 8. Tage nach der Befruchtung. Weiter erscheint in der Mitte des hellen Fruchthofs ein fast ovaler Fleck, der Urkeim oder die Embryonalanlage, der später durch eine Einschnürung mehr Biscuitform annimmt und umgeben ist von zwei Ringen, dem Rest des hellen Fruchthofs, und, peripher von diesem, von dem dunklen Fruchthof. In der Längsaxe der Embryonalanlage und zwar auf der äusseren Fläche des Ektoderms erscheint nun eine feine Rinne, die Primitivrinne, welche sich mehr und mehr vertieft und zur Rückenfurche wird. Der zu beiden Seiten der Furche gebildete Wall des äusseren Keimblattes verdickt sich, und dadurch springen rechts und links von der Rückenfurche zwei Wülste hervor, die Mark- oder Rückenwülste, welche sich mehr und mehr erheben und gegen die Mittellinie krümmen (Medullarplatten), bis ihre freien Ränder einander berühren und verwachsen. So entsteht das Medullarrohr. Die beiden seitlichen Abschnitte des Ektoderms, welche sich von den centralen, den Markwülsten, abgeschnürt haben und nun als Hornplatten bezeichnet werden, wachsen auf einander nach der Mitte zu, ziehen über die Rückenfläche des Medullarrohrs hinüber und verwachsen mit einander. Das Medullarrohr stellt die Anlage des Centralnervensystems vor; aus ihm bildet sich Rückenmark und Gehirn sammt den als blasigen Ausstülpungen aus letzterem entstehenden Sinnesorganen. Das Lumen des Medullarrohrs wird zum Centralkanal und dessen Fortsetzungen im Gehirn: Aquaeductus Sylvii und Hirnventrikel. Aus den Hornplatten geht die gesammte Epidermis mit allen Epidermoidalgebilden (Haare, Nägel, Hörner, Hufe, Krallen, Federn) und mit den drüsigen Gebilden (Talgdrüsen, Schweissdrüsen) hervor, ferner die Epithelien und Schleimdrüsen der Nasen- und Mundhöhle sammt den Speicheldrüsen, endlich die Epithelien des Endstückes des Mastdarms (Afterdarm).

Bildung der Wirbel, des Rumpfes und der Leibeshöhle. Während im Ektoderm sich das Medullarrohr bildet, beginnt auch das Mesoderm sich zu differenziren. Zunächst tritt in der Axe des letzteren, unmittelbar unter dem Medullarrohr, ein schmales, auf dem Querschnitt rundliches Gebilde auf, das einen durch die Länge der Embryonalanlage sich erstreckenden cylindrischen Stab darstellt und Chorda dorsalis oder Rückensaite heisst. Die beiden seitlichen Hälften des Mesoderms scheiden sich nun in die beiden zunächst der Chorda und dem Medullarrohr gelegenen dicken längsverlaufenden Platten, die Urwirbelplatten, und die peripher davon gelegenen Seitenplatten. Die Urwirbelplatten theilen sich der Quere nach in eine Anzahl würfelförmiger

Gebilde, die Urwirbel, aus denen die Wirbel excl. der Wirbelkörper, ferner die Muskeln und Bänder der Wirbelsäule hervorgehen. Die Urwirbel zerfallen in eine dorsale Platte, die Muskelplatte, und die eigentlichen Urwirbel. Letztere umwachsen durch Aussendung von Fortsätzen das Medullarrohr und die Chorda; so entstehen die häutigen Wirbelbögen, während aus der Chorda die häutigen Wirbelkörper hervorgehen. Die Gliederung des häutigen Wirbelrohrs erfolgt in der Weise, dass in der Mitte jedes Urwirbels eine Trennungslinie auftritt, die erste Anlage des Intervertebralknorpels; zwei zunächst auf einander folgende Trennungslinien schliessen nun den definitiven Wirbelkörper ein; jeder Wirbelkörper besteht somit aus den nächst angrenzenden Hälften zweier Urwirbel. Die nach aussen von den Urwirbeln gelegenen Seitenplatten spalten sich ihrer Dicke nach in die mit der Hornplatte des Ektoderms sich innig verbindende dorsale Hautfaserplatte und die mit dem Ektoderm sich vereinigende ventrale Darmfaserplatte. Indem die beiden Platten in der Nähe der Urwirbel noch mit einander zusammenhängen (Mittelplatte) und erst dann auseinanderweichen, entsteht zwischen Haut- und Darmfaserplatte ein zunächst nur schmaler Spalt, der die erste Anlage der Pleuroperitonealhöhle vorstellt. Die äusseren peripheren Ränder der Haut- und Darmfaserplatten senken sich alsdann nach unten, wachsen, wie wir dies schon bei der Bildung des Medullarrohrs kennen gelernt haben, einander entgegen, sodass eine nach unten, nach der Höhle der Keimblase zu weit offene Höhle, die Anlage der Leibeshöhle entsteht. Und zwar bilden sich aus der Hautfaserplatte die Wände der Leibeshöhle excl. der Wirbel und des aus der Hornplatte hervorgegangenen Rückentheils, aus der Darmfaserplatte das ganze Darmrohr ausschliesslich des Epithels. Die Mittelplatten, die der Chorda zunächst gelegenen Verbindungsstücke der Haut- und Darmfaserplatte, wachsen auf einander zu, verbinden sich unterhalb, ventral von der Chorda und bilden so die Anlage des Gekröses, weshalb sie auch „Gekrösplatte“ heissen. In dem Raum, der von der Urwirbelplatte, der Hornplatte und der Mittelplatte eingeschlossen ist, treten die Urnierenstränge oder Wolff'schen Körper auf, in denen bald eine Höhlung bemerkbar wird, der Urnierengang, die erste Anlage der Harn- und inneren Geschlechtsorgane.

Erste Anlage des Gefässsystems. Aus dem Mesoderm bildet sich endlich auch das Gefässsystem (Fig. 114). Schon vor der Anlage der Urwirbel differenziren sich die Gefässe zuerst als solide Zellstränge, die weiterhin hohl werden; etwa zugleich mit den Urwirbeln treten auch rothe Blutkörperchen darin auf, die aus den centralen Zellen der Stränge hervorgehen. Aus der Darmfaserplatte entwickelt sich nahe dem vorderen oder Kopfende des Embryo das Herz in Form eines geraden Stranges, in dem bald eine Höhlung auftritt; dann krümmt sich der Herzschlauch S-förmig (d) und beginnt nun (beim Hühnchen schon am 2., beim

Kaninchen am 8., beim Menschen gegen den 15. Tag) rhythmisch zu pulsiren, obwohl er noch aus einfachen rundlichen Zellen, ohne Andeutung von Muskelfasern, besteht. Aus der vorderen (oberen) Hälfte des Herzschlauchs entspringen zwei Aorten, welche sich zuerst nach vorn (oben), dann nach hinten wenden und zu einem kurzen Aortenstamm (Aorta principalis) sich vereinigen. Aus diesem gehen die beiden primitiven Aorten (e) hervor, welche zu beiden Seiten der (in der Fig. weiss dargestellten) Chorda nach hinten verlaufen. Jede dieser Aorten gibt 4—5 quer ziehende Aeste ab, die Aa. omphalo-meseraicae (f), welche sich über den

Fig. 114.



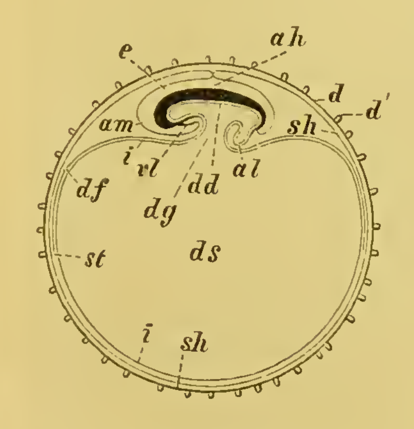
Fruchthof mit Anlage des Gefässsystems, von der Bauchseite gesehen.

Fruchthof hinaus auf die Keimblase verzweigen; aus diesem Gefässnetz sammelt sich am Rand des Gefässhofs das Blut zu einer starken Vene, der Vena terminalis oder Randvene (a), die am vorderen Ende des Embryo sich rückwärts wendet und mit zwei Aesten, den Vv. omphalo-meseraicae (b) in das Herz und zwar in dessen linken unteren Theil einmündet; vorher erhalten diese Venen noch von der Grenze des Fruchthofs je einen starken hinteren Ast (c).

Bildung des Darms. Sobald das Gefässsystem angelegt ist, beginnt auch das Entoderm sich zu differenziren, und zwar entsteht in der Axe der Anlage eine rinnenförmige Vertiefung, die Darmrinne, die immer tiefer wird, während die Randwülste (in

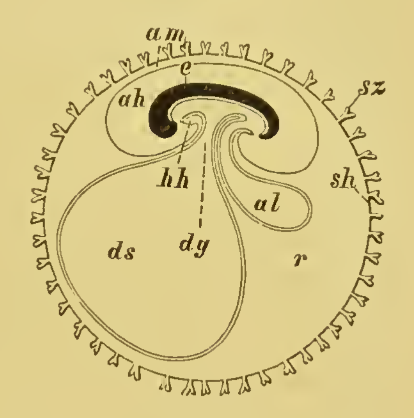
ähnlicher Weise, wie die Rückenwülste zu den Seiten der Primitivrinne [S. 602]) auf einander zuwachsen. Da die Darmfaserplatte des Mesoderms innig mit dem Entoderm verbunden ist, macht erstere die Rohrbildung mit, und zwar entstehen aus ihr die Musculatur, das Bindegewebe und die Gefässe des Darms, während das Entoderm die Darmepithelien und die Drüsen der Darmwand liefert. Der Abschluss des Darmrohrs gegen die Keimblase ist nur nach oben (Vorderdarm) und nach unten (Beckendarm)

Fig. 115.



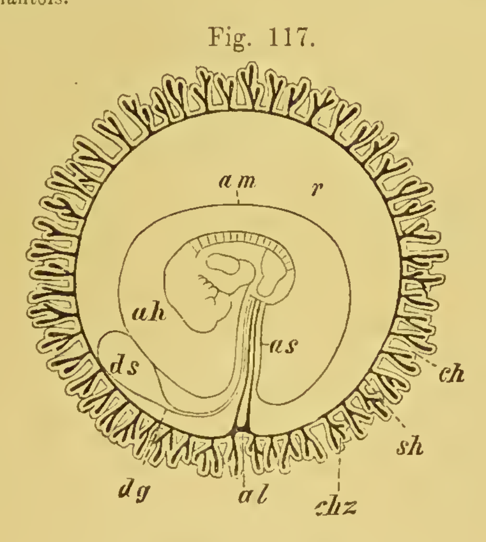
Ei mit Amnionsack, seröser Hülle und Anlage der Allantois.

Fig. 116.



Ei mit seröser Hülle und Allantois.

Fig. 117.



Ei mit Amnion, Chorion und Allantois.

vollständig, während das Rohr in der ganzen übrigen Fruchtanlage nach der Bauchseite zu eine Oeffnung zeigt, den Dottergang (dg, Fig. 115), der eine Verbindung der Darmhöhle mit der Keimblase, die jetzt Dottersack (ds) oder Nabelblase heisst, herstellt. Die Anhangsdrüsen des Darms: Leber, Pancreas, endlich die Lungen entstehen als grössere Ausstülpungen des Entoderms in die Pleuroperitonealhöhle.

Nunmehr ist die Embryonalanlage zu einem Doppelrohr abgeschlossen, nur dass das Leibesrohr ebenso wie das in demselben gelegene Darmrohr nach der Keimblase zu weit offen sind; in der Längsaxe treten beide durch die Gekrösanlage in Verbindung.

Bildung der Eihüllen. Die Hautfaserplatte des Mesoderms und die Hornplatte des Ektoderms, die beide mit einander verbunden die Leibeswand gebildet hatten, schlagen sich, von der Darmfaserplatte abgehoben, an der Grenze des Fruchthofs auf die Keimblase mit einer Falte, der Amnionfalte (Fig. 115, a m) um, krümmen sich über den Rücken des Embryo und wachsen in der Mitte zusammen. So wird der Embryo allseitig von einer Blase umgeben, dem Amnion. Die Höhle zwischen Embryo und Amnion, die Amnionhöhle (a h), wird vom Fruchtwasser ausgefüllt, einer 3 bis 4 pCt. fester Stoffe enthaltenden serösen Flüssigkeit (S. 197), die wahrscheinlich z. Th. als ein Bluttranssudat aufzufassen ist. Indem nun die oberflächliche Lamelle der Amnionfalte mit dem übrigen Theile des Ektoderms eine besondere blasenförmige äussere Eihülle, die seröse Hülle (s h), bildet und diese mit der äusseren Eihaut, der Zona pellucida, verwächst, entsteht das Chorion.

Nach der Bildung des Amnion wird der Dottergang (d g) von hinten nach vorn enger und schnürt sich so mehr und mehr vom Darm ab (Fig. 116, d g); vom Hinterdarm aus entwickelt sich ein blasiges Gebilde, die Allantois oder der Harnsack (a l), deren innere Schicht vom Darmepithel des Entoderms und deren Aussenschicht von der Darmfaserplatte des Mesoderms geliefert wird. Je mehr die Allantois wächst, desto kleiner wird der Dottersack (d s); dann umwächst sie das Amnion, dessen Höhle inzwischen durch Ansammlung von Fruchtwasser sich vergrössert hat, legt sich an die Innenwand des Chorion (ch) an und verwächst mit diesem (Fig. 117). Die Communication zwischen der Allantois und dem Hinterdarm, den Stiel der Allantois bildet der Harngang oder Urachus. Die Allantois enthält eine Flüssigkeit, die Allantoisflüssigkeit oder das falsche Fruchtwasser, welches schwach gelblich, klar und von schwach saurer Reaction, 4 bis 5 pCt. feste Stoffe, darunter nicht unbeträchtlich Harnstoff und Salze, ferner Allantoin (S. 233) und wenig Eiweiss enthält und wohl im Wesentlichen als Excret der Nieren des Foetus anzusehen ist. Die Allantois führt die Blutgefässe, welche den primitiven Aorten entstammend zum Chorion treten und auf dessen Aussenwand baumförmige Verästelungen, die Chorionzotten (ch z), bilden; letztere, bei den höheren Säugethieren in die Uterinschleimhaut der Mutter hineinwachsend, vermitteln die Ernährung des Embryo aus dem Blut der Mutter; wir kommen alsbald genauer darauf zurück. Sobald diese neuen Blutbahnen hergestellt sind, ist das Nabelbläschen, der Dottersack (d s), der bisher die Nahrung für den Embryo geliefert hatte, entbehrlich und schrumpft nun bei den meisten Thieren zu einem ganz kleinen Bläschen (Fig. 117, d s) zusammen.

Inzwischen hat sich die Rücken- und die Bauchwand des Embryo vollständig gebildet. Die Hornplatten des Ektoderms und die Hautfaserplatten des Mesoderms, welche auch die Amnionfalte herstellen, krümmen sich stark nach der Bauchseite zu, wachsen in der uns schon bekannten Weise von rechts nach links auf einander zu, sodass nur eine Oeffnung, der Dottergang, in der Leibeswand wie in der noch nicht zum Rohr abgeschlossenen Darmwand (S. 605) bleibt. Mit zunehmender Entwicklung der Allantois verödet der Dottersack und der Dottergang mehr und mehr. Schliesst sich nun das Darmrohr und die Bauchwand zum Nabel, so haben wir eine Verschlussstelle am Darm, den Darmnabel, und eine in der Haut, den Hautnabel. Durch den Hautnabel tritt der Stiel des Harnsacks, der Urachus, welcher eine Verbindung zwischen dem in der Leibeshöhle gelegenen, die Anlage der Harnblase des Foetus bildenden Hinterdarm und der Allantois herstellt.

Auf dieser Stufe der Entwicklung sind nunmehr alle wesentlichen Theile des Embryo angelegt; die Ausbildung der einzelnen Organanlagen, das weitere Wachsthum des Foetus kann jetzt, wo neue Ernährungswege durch die Allantois hergestellt sind, in schnellerem Maasse erfolgen, als dies bisher der Fall gewesen ist. Selbst bei denjenigen Säugethieren, deren Foeten intrauterin eine lange Entwicklungszeit durchmachen, wie beim Menschen, Pferd, Rind u. A., ist gegen Ende der 3. oder Anfang der 4. Woche nach der Befruchtung die Entwicklung bis zur Anlage der Allantois und damit zu einer innigeren Verbindung zwischen Frucht und Mutter gediehen, und die gesammte übrige, 10—13mal so lange Zeit des intrauterinen Aufenthaltes der Frucht wird nur für die definitive Ausbildung der einzelnen Embryonalanlagen und das Wachsthum der einzelnen Theile wie des Embryo im Ganzen verwerthet, deren Ausführung Gegenstand der speciellen Embryologie ist.

Herstellung der innigeren Verbindung zwischen Mutterthier und Frucht. Die sonst nur während der Menstruation resp. Brunst unterhaltene Blutüberfüllung des Uterus wird, sobald Befruchtung erfolgt, stationär und zwar für die ganze Dauer der Gravidität. Das in der Schleimhaut des Uterus sich fixirende Ei übt einen gewaltigen Reiz aus. Die Schleimhaut des Uterus wird sehr saftreich, stark serös durchtränkt und geschwellt, dem entsprechend wachsen die einzelnen Theile: Epithelien und Uterindrüsen, auch die Schleimabsonderung der Drüsen wird reichlicher. Das Epithel zerfällt und bildet mit dem Drüsensecret eine schleimig-emulsive Masse, die sog. Uterinmilch. Durch massenhafte Wucherungen der tubulösen Uterindrüsen wird das kleine Ei so vollständig überwuchert, dass es ganz in die Uterusschleimhaut eingebettet ist. Diese wuchernde Schleimhaut heisst Decidua, und zwar unterscheidet man den überall die Innenfläche des Uterus auskleidenden Theil als Decidua vera von dem Stück der Schleimhaut, welches das Ei überwuchert hat, als Decidua reflexa; die letztere kommt nur dem Menschen zu. Der Theil der Schleimhaut, dem das

Ei direct auflagert, heisst Decidua serotina. Je grösser das Ei wird, desto mehr nähert sich die Oberfläche der D. reflexa der der D. vera, bis schliesslich beide einander innig berühren. Infolge der starken Dehnung, welche die D. reflexa erfährt, veröden nach und nach ihre Drüsen und Gefässe. Weiterhin geschieht das Nämliche an der D. vera und schliesslich gegen Ende des 2. Drittels der Gravidität bilden beide Deciduen nur eine dünne Haut. Bei Säugethieren (ausser dem Menschen), bei denen der Uterus aus zwei Hörnern besteht, wächst, wenn die Frucht resp. die Früchte nur in einem Horn liegen, dieses viel bedeutender, als das andere Horn, sodass der Uterus dadurch unsymmetrisch wird. Unter dieser reichlichen Ernährung nehmen die Muskelfasern des Uterus durch Neubildungs- und Wachsthumsvorgänge ausserordentlich an Zahl sowie an Grösse zu, sodass, auch wenn mit dem fortschreitenden Wachsthum der Frucht der Uterus mehr und mehr ausgedehnt wird, doch ungeachtet der Umfangszunahme die Wanddicke nicht abnimmt, eher eine Zunahme zeigt.

Sobald das erste Gefässsystem sich entwickelt hat, beim Menschen gegen Ende der 2. Woche, führen die Vasa omphalo-meseraica (S. 604) Ernährungsmaterial aus dem Dottersack dem Embryo zu. Mit der Bildung der Allantois, gegen Ende der 3. Woche, ändert sich dies Verhältniss. Die Allantois, welche sehr früh von dem Ende der beiden primitiven Aorten (S. 604) Gefässe erhält, führt mittels ihres Stiels, des Urachus, die foetalen Gefässe und zwar die beiden Aa. umbilicales bis an die Peripherie des Eies, bis an das Chorion heran, zu dessen Innenschicht (Endochorion) das äussere bindegewebige und gefässreiche Blatt des Allantoissackes wird. Nun beginnt die von der serösen Hülle des Eies stammende äussere Epithelialschicht (Exochorion) des Eies zu wuchern; im ganzen Umfang des Eies erheben sich zottenförmige Excrescenzen, welche hohl werden und in die hinein, gegen Ende der 3. Woche, die bindegewebige Schicht mit den Allantoisgefässen wuchert (Fig. 117, S. 605): so entstehen die gefässreichen Chorionzotten (Chorion frondosum); in jede Zotte führt ein Ast der Nabelarterie hinein und löst sich in ein Capillarnetz auf, das sich zu einer kleinen Vene sammelt. Diese Chorionzotten wuchern in die Uterusschleimhaut hinein und bilden, beim Menschen vom Anfang des 3. Monats, mit dieser die Placenta, den Mutterkuchen, in welchem die Gefässe der Frucht von den cavernösen Gefässen der Mutter dicht umgeben sind, sodass zwischen dem Blut beider ein stofflicher Austausch stattfinden kann.

Die Bildung der Placenta ist nach den Beobachtungen von Home, Owen, Milne-Edwards und E. H. Weber bei den einzelnen Säugethieren verschieden. Nur bei den Beutelthieren (Känguruh, Beutelmarder, Beutelratte u. A.) und bei den Schnabelthieren (Monotremata) existirt keine feste Verbindung zwischen Mutter und Frucht; die Eier bleiben lose im Uterus und ohne Gefässentwicklung auf dem Chorion. Diese Thiere sind einzig und

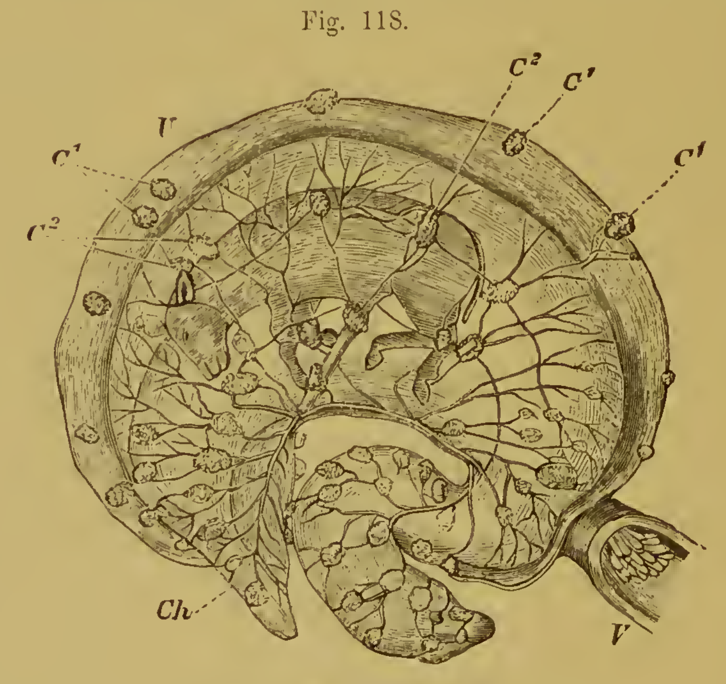
allein mutterkuchenlos, Mammalia aplacentalia oder besser achoriata. Hier werden die Jungen zu einer Zeit geboren, wo sie noch nicht reif sind, und diese Föten müssen in den Beuteltaschen des Mutterthieres weiter zu selbständiger Lebensfähigkeit entwickelt werden. Alle übrigen Säugethiere haben eine Placenta, sind Placentalia. Bei den Einhufern (Pferd, Esel), ferner bei den Dickhäutern (den Elephant ausgenommen), beim Kameel und beim Wallfisch bilden sich diese Chorionzotten über die ganze Oberfläche des Chorion; so entsteht eine diffuse Placenta. Diese kleinen, selten mehr als 1—2 Mm. langen Zottenbüschel stehen dicht auf dem Chorion auf und dringen in kleine Vertiefungen der geschwollenen Uterinschleimhaut zwischen die Mündungen der Uterindrüsen ein. Durch die kleinen Zotten kreist das Blut des Embryo und, indem in den Vertiefungen das Blut der Mutter circulirt, liegen hier in den Zotten Gefässe der Mutter und des Kindes dicht bei einander; es findet eine Membrandiffusion (S. 182) zwischen beiden Blutarten statt. Bei der grossen Oberfläche des Chorion und der Unzahl von Zotten kann eine genügende Ernährung der Frucht durch das Mutterthier stattfinden. Beim Schwein finden sich nur im mittleren Theil des langgestreckten Chorion Zotten, nicht aber an beiden Enden. Bei den Wiederkäuern zeigt die Allantois nur an einzelnen kleinen Stellen, aber in der ganzen Eiperipherie grosse zottenartige Excrescenzen, welche in entsprechende hypertrophische Stellen der Uterusschleimhaut hineinwuchern, sodass sich so viel kleine Placenten, sog. Cotyledonen, bilden, als Zotten vorhanden sind. Jede Kindeszotte steckt in dem zugehörigen Cotyledo des Mutterthieres wie der Finger im Handschuhfinger. Wird bei der Geburt die Frucht ausgestossen, so ziehen sich die Zotten aus den Cotyledonen einfach heraus, ohne dass die Schleimhaut verletzt wird und ohne dass es zu einer Blutung kommt. Die Cotyledonen bleiben auch für eine spätere Befruchtung benutzbar. Diese Eigenthümlichkeit zeigen alle Wiederkäuer, das Kameel ausgenommen. Bei den übrigen Thieren (Mensch, Affe, Carnivoren, Nagethiere, sowie Elephant) treten feste Verbindungen zwischen Mutter und Kind auf derart, dass die Uterinschleimhaut zerrissen und z. Th. mit dem Ei ausgestossen wird, wenn die Lösung der Frucht erfolgt. Hier verwachsen nur die Zottenbüschel des Chorion frondosum mit einer bestimmten Stelle der Uterinschleimhaut, der Decidua serotina, es kommt zur Bildung eines eigentlichen Mutterkuchens, einer Placenta; der übrige Theil des Chorion bildet eine glatte dünne Membran mit kleinen atrophischen, der Blutgefässe entbehrenden Zotten (Chorion laeve). Mensch, Affe, die Nagethiere (z. B. Kaninchen, Maus) und der Elephant besitzen eine scheibenförmige Placenta (Pl. discoidea), sie sind Mammalia discoplacentalia; Chorionzotten wachsen nur an dem einen Ende der Eiperipherie, an der Placentarstelle, in die Uterusschleimhaut hinein. Bei den Carnivoren dagegen umgibt die Placenta in Form eines Ringes oder Gürtels den cylindrischen Eisack,

Pl. zonata, die Carnivoren sind Zonoplacentalia. In der Placenta circulirt das mütterliche Blut in grossen sinuösen Räumen zwischen den Verästelungen der Chorionzotten, sodass das Blut der Frucht nur durch das einschichtige Endothel und das Bindegewebe der feinen Zöttchen von dem Blut der Mutter getrennt ist.

Die Allantois persistirt bei den meisten Säugethieren als eine mit Wasser gefüllte Blase, am vollständigsten beim Pferd, bei dem der innere, der Amnionsack, in dem die Frucht liegt, von einem äusseren, dem Allantoissack, vollständig umschlossen ist. Beim Menschen geht die Höhle der Allantois bis auf die von ihr getragenen Gefässe zu Grunde, sodass gleich unter dem Chorion das Amnion liegt und beide nur durch eine dünne Flüssigkeitsschicht getrennt sind. Die Nabelschnur, die morphologisch dem Stiel des Allantoissackes entspricht, enthält nach aussen die Scheide des Amnion, dann die Ueberbleibsel der Allantois, von der höchst wahrscheinlich die Wharton'sche Sulze, das gallertige unreife Bindegewebe, die Grundlage des Nabelstranges, stammt, ferner die beiden zur Placenta gehenden Umbilicalarterien und die zurückführende Nabelvene, endlich den Dottergang mit dem Rest des Nabelbläschens.

Die Bildung der Eihüllen der Säugethiere und die Verbindung zwischen Foetus und Mutterthier sei an den wichtigsten Typen, dem der Wiederkäuer und dem des Menschen gekennzeichnet

Fig. 118.



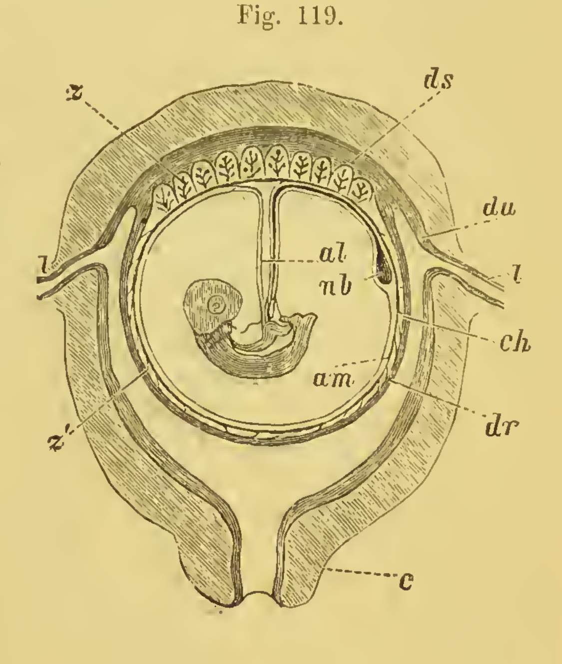
Uterus einer trächtigen Kuh.

Fig. 118 gibt den Durchschnitt durch den Uterus einer Kuh, in der Mitte der Trächtigkeitsperiode. V ist Vagina, U Uterus, Ch Chorion, C_1 die Cotyledonen des Uterus, C_2 die foetalen Coty-

ledonen; die Zahl der Cotyledonen ist bei den einzelnen Arten eine sehr schwankende, 60—100 bei Schaf und Kuh, nur 5—6 beim Reh.

Fig. 119 gibt den schematischen Schnitt durch den schwangeren menschlichen Uterus mit darinliegendem Embryo; a l stellt den Allantoisstiel vor; n b das Nasenbläschen; a m Amnion; c h Chorion; ds Decidua serotina; du Decidua vera; dr Decidua reflexa; l Eileiter; c Cervix uteri; z Zotten der Placenta foetalis; z_1 Zotten des Chorion laeve.

Fig. 119.



Menschlicher Uterus mit Embryo.

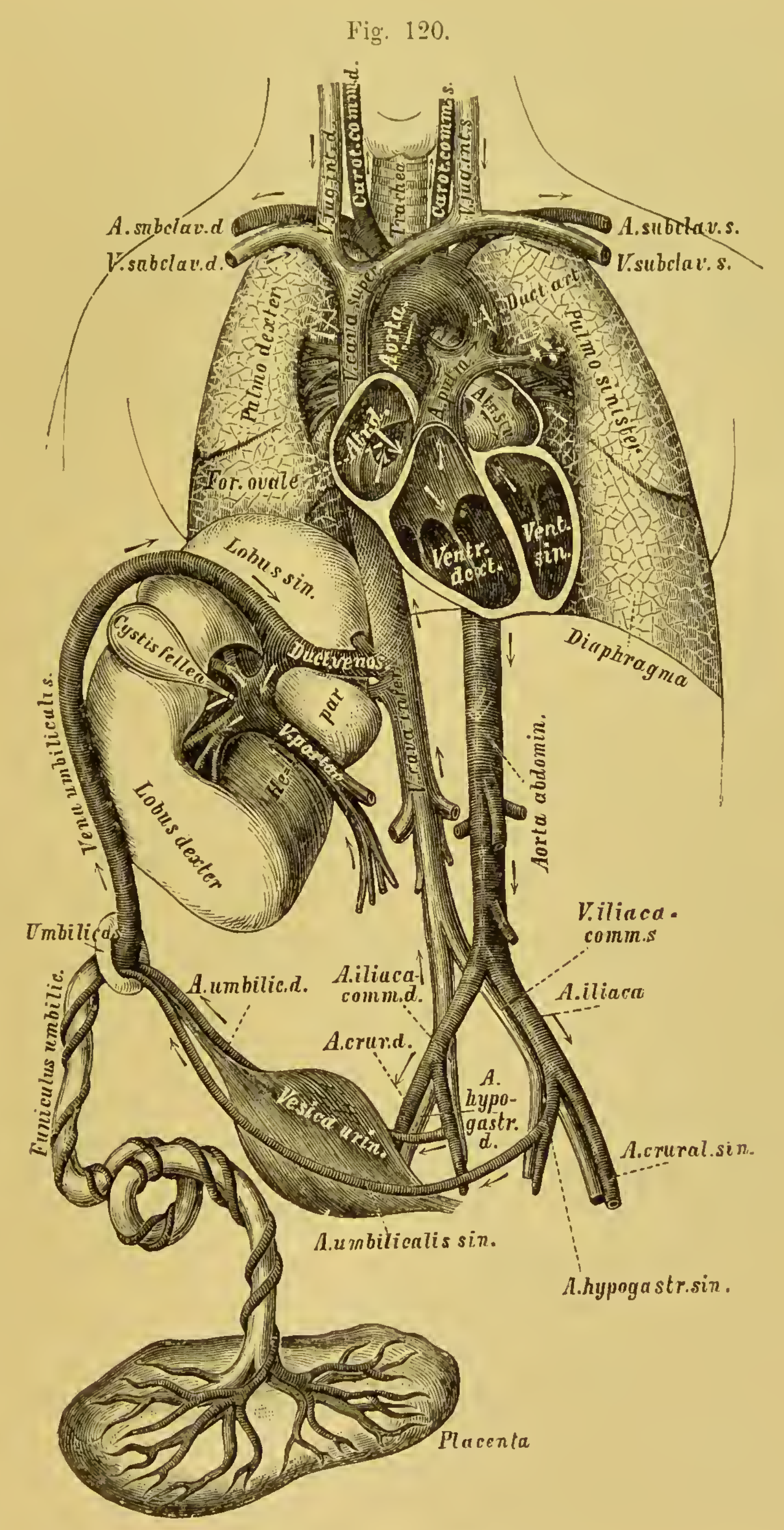
Gelangen mehrere befruchtete Eier zur Entwicklung, wie nur selten bei den grossen Säugethieren (Mensch, Pferd, Rind), häufig bei den kleineren (Ziege, Schwein, Katze, Hund, Kaninchen), so erhält jedes die Eihüllen für sich und ebenso jedes eine Placenta.

Die Ernährung des Säugethierfötus findet wohl ausschliesslich durch die Placenta statt; das Fötalblut muss, sobald es kohlensäurereicher und sauerstoffärmer als das mütterliche Blut ist, letzterem Sauerstoff entziehen und dafür die überschüssige Kohlensäure ihm übergeben (S. 90), wie dies auch Zuntz und I. Cohnstein durch vergleichende Analyse der Gase des Nabelarterien- und Nabelvenenblutes direct nachgewiesen haben. Unter dem hohen Druck in den mütterlichen Gefässen der Placenta werden aber auch aus dem mütterlichen Blute: Wasser, Eiweissstoffe, Mineralsalze in die Interstitien der Placenta transsudiren (S. 187), und dieses dem Blutplasma nahe stehende Transsudat kann von den unter geringerem Druck stehenden Blutgefässen der Frucht resorbirt werden, so dass auf diesem Wege der Fötus ausser dem für die Lebensprocesse unentbehrlichen Sauerstoff auch noch die zu seiner Ernährung und seinem Wachsthum erforderlichen Stoffe, in erster Linie die Eiweissstoffe und Salze erhält; für Wasser, Zucker und Salze haben Zuntz und Cohnstein einen lebhaften Diffusionsstrom zwischen mütterlichem und fötalem Blute nachgewiesen. Während des intrauterinen Lebens wird dem Fötus der Sauerstoff ausschliesslich durch die Placenta zugeführt; auch wenn die Lungen sich vollständig entwickelt haben, liegen sie collabirt „atelectatisch“ (S. 106) in der Brusthöhle, und es kommt erst dann zu einer Inspirationsbewegung, wenn die Communication des

Fötalblutes mit dem Mutterblut d. h. des Fötus mit der Placenta abgeschnitten wird.

Kreislauf des Fötus. Mit der Entstehung der Allantois und dem durch sie hergestellten Placentarkreislauf (bei den grossen Säugethieren vom Anfang des dritten Monats bis zum Ende des Fötallebens) erlischt der erste sog. Dottersackkreislauf (S. 604, Fig. 114). Die Differenzirung des Herzens anlangend, wird zuerst ein pulsirender Venensack und Aortenbulbus am Herzschlauch, der zur Herzkammer wird, bemerkbar. Dann tritt sowohl in der Kammer wie im Venensack eine Scheidewand auf, wodurch beide in eine rechte und linke Hälfte zerfallen; die rechte Vorkammer steht mit der linken durch eine in der Scheidewand bleibende Oeffnung, das Foramen ovale, in Verbindung. Dann entwickeln sich die grossen vom Herzen abgehenden Arterien; von dem linken Ast der Pulmonalarterie entwickelt sich eine Verbindung zum Aortenbogen durch den Ductus Botalli (bereits von Galen [ca. 150 n. Chr.] beschrieben). Die Circulation im Foetus erfolgt nun folgendermaassen (Fig. 120). Die beiden Art. umbilicales, die Hauptäste der Aa. iliacae, leiten das Blut des Foetus durch den Nabelstrang (Funiculus umbilicalis) in die Placenta, woselbst der Austausch mit dem mütterlichen Blut stattfindet. Die V. umbilicalis, deren Blut heller roth ist als das der Nabelarterie und nach Zweifel auch die beiden Streifen des Oxyhämoglobin erkennen lässt, führt das zur Ernährung und Athmung des Foetus taugliche, arteriell gewordene Blut durch den Nabelstrang zur Leber. Ein Theil davon ergiesst sich in die Leber und gelangt durch die V. hepatica in die V. cava inf., ein anderer geht durch den Ductus venosus Arantii direct in die V. cava inf., welche das aus den unteren Extremitäten zurückkehrende venöse Blut des Fötus enthält. Der oberhalb der Leber gelegene Theil der V. cava inf. führt also gemischtes (arterielles und venöses) Blut zu dem rechten Vorhof (Atrium dextrum). Hier mischt sich das Blut wieder mit dem venösen der V. cava superior, sodass gemischtes Blut, sowohl in die rechte Kammer (Ventr. dext.), als durch das Foramen ovale in die linke Vorkammer (Atr. sin.) einströmt. Vermöge anatomischer Verhältnisse strömt indess das venöse Blut der V. cava sup. zumeist in die rechte Kammer, das gemischte der V. cava inf., Dank der an ihr angebrachten Klappenvorrichtung, zumeist in die linke Vorkammer. Da nun die Lungen collabirt sind, also das Gebiet der Pulmonalarterie wenig entfaltet ist, so ergiesst sich von dem aus dem rechten Herzen in die Pulmonalarterie ausgetriebenen Blut ein Theil durch den Ductus Botalli (Duct. art.) in die Aorta. Das gemischte Blut der V. cava inf. gelangt aus dem rechten Vorhof durch das For. ovale in den linken Vorhof, von da in die linke Kammer und in den Anfangstheil der Aorta, sodass die vom Aortenbogen abtretenden Aa. carotides und subclaviae mit gemischtem, aber mehr arteriellem Blut gespeist werden. In die Aorta descendens strömt durch den Duct. Botalli das mehr venöse Blut des rechten Ventrikels, sodass das

Fig. 120.



Kreislauf des Fötus.

Stromgebiet der Aorta descendens, also auch die Nabelarterien mit mehr venösem als arteriellem Blut gespeist werden. Es ist demnach hinsichtlich der Ernährung die obere Körperhälfte gegenüber der unteren bevorzugt und daraus auch erklärlich, dass in den früheren Perioden der Entwicklung die obere Hälfte der unteren stets vorauseilt. Bemerkenswerth ist endlich, dass nach Zuntz und Cohnstein der arterielle Druck bei Säugethierföten kaum halb so gross, der venöse Druck jedoch höher als bei Neugeborenen ist; die fötale Druckdifferenz zwischen arteriellem und venösem Blute ist gleichfalls kaum halb so gross als beim erwachsenen Thier.

Erfolgt nun bei der Geburt der Frucht die Loslösung der Placenta und damit die Aufhebung des Placentarkreislaufes, so wird das Blut des Fötus schnell venös, d. h. sauerstoffarm und kohlensäurereich und damit der Reiz des die Med. oblong. umspülenden Blutes so stark, dass durch Erregung des Athemcentrums (S. 441, 476) die erste Inspirationsbewegung ausgelöst wird. Aehnlich wirkt nach Zuntz Erstickung des Mutterthiers. Infolge davon werden die Lungen des Foetus ausgedehnt und durch Aspiration das Pulmonalgefässgebiet so entfaltet, dass von diesem Zeitpunkt ab das Blut des rechten Ventrikels allein in die Lungenarterie getrieben, dort arterialisirt wird und arteriell durch die Lungenvenen in den linken Vorhof einströmt. Dadurch steigt der Druck in dem linken Vorhof so an, dass er dem im rechten Vorhof, in welchen wegen Fortfalls der Placentarcirculation weniger Blut aus der V. cava inf. gelangt, zum mindesten das Gleichgewicht hält oder ihn gar übersteigt; ein Uebertritt des Blutes aus dem linken Vorhof in den rechten bei Ueberdruck im linken wird durch die ventilartige Klappe des For. ovale verhindert. Ferner sinkt, sobald der Lungenkreislauf sich entfaltet hat, der Druck im rechten Herzen so sehr, dass kaum noch Blut in den Duct. Botalli von der Lungenarterie aus gelangt, während der Druck im linken Herzen und damit in der Aorta entsprechend zunimmt; der gesteigerte Aortendruck schliesst nach P. Strassmann die der Mündung des Ductus vorgelagerte Klappe, eine die Einmündungsstelle überdachende klappenartige Fortsetzung der Aortenwand. Mit dem Abschluss dieses Verbindungsstückes zur Aorta descendens sinkt der Druck in letzterer so sehr, dass er nicht mehr die Placentarcirculation zu unterhalten vermag; infolge der ausserordentlichen Verlangsamung des Blutstromes und unterstützt durch andere noch unbekannte Momente gerinnt das Blut in den Nabelarterien; die Nabelarterien veröden und werden in ihrem Verlauf innerhalb der Bauchhöhle des Neugeborenen zu den seitlichen Bändern der Harnblase. Ebenso verengt sich die Nabelvene und damit auch der Duct. venosus Arantii, sie veröden und werden zu soliden Strängen, und zwar wird das Stück der Nabelvene innerhalb der Bauchhöhle des Neugeborenen zum Nabelband (Lig. teres) der Leber. Bei den Wiederkäuern ist das Lig. teres nicht so ausgesprochen, wie beim Menschen und bei den

Einhufern. Der nach der Geburt sich entwickelnde Kreislauf besteht durch das ganze Leben.

Ist nach anhaltender Wehenthätigkeit die Erregbarkeit des fötalen Athemcentrums sehr herabgesetzt, so genügt die dyspnoïsche Blutbeschaffenheit infolge Unterbrechung des Placentarkreislaufes allein nicht, hier bedarf es zur Anregung der Athmung nach Preyer noch der Hautreize, dagegen lösen bei intactem Placentarkreislauf nach Zuntz und Cohnstein Hautreize allein keine Athembewegungen aus.

Die Zeit, die von der Befruchtung des Eies bis zur Ausstossung der reifen Frucht verfliesst, nennt man Schwangerschaft oder Gravidität (beim Menschen), Tragezeit oder Trächtigkeitsdauer (bei Thieren). Sie beträgt beim

Mensch	40 Wochen,	Schwein	17 Wochen,
Elephant	90 „	Löwe	15-16 „
Giraffe	63 „	Wolf	10 „
Pferd	48 „	Hund, Fuchs	9 „
Rind	40 „	Katze	8 „
Bär, Affe	30 „	Hase, Kaninchen	4-5 „
Reh	24 „	Ratte, Maus	3-4 „
Schaf, Ziege	20-22 „		

Geburtsakt. Während der Gravidität hat die Uterusmuskulatur eine ungeheure Massenzunahme erfahren (S. 608), und gegen Ende der Gravidität erfolgen Contractionen der glatten Muskelfasern, nach Simpson u. A. wahrscheinlich angeregt durch die um diese Zeit eintretende Verfettung der Deciduazellen, wodurch der Zusammenhang zwischen Uterus und Ei gelöst und die Uterusnerven gereizt werden. Diese klonischen Contractionen der Muskulatur nehmen an Intensität und Dauer zu und sind mit starker Schmerzhaftigkeit verbunden (S. 505), weshalb sie auch „Wehen“ heissen. Nach den Beobachtungen von Hensen ist die Contraction des Uterus hierbei eine totale. Unter dem Druck der Contractionen des Uteruskörpers wird der vorliegende Eitheil gegen den inneren Muttermund getrieben und dieser auseinandergedrängt, dann rückt die Eispitze in den Mutterhalskanal vor, drängt auch den äusseren Muttermund (Fig. 119, c; S. 611) auseinander, der über den vorliegenden Theil zurückgezogen wird; nunmehr bilden Uterus und Vagina eine Höhle. Unter dem Druck platzen die Fruchthüllen meist an der vorgedrängten Eispitze, das Fruchtwasser fliesst ab, nun wird die Trennung des so verkleinerten Eies vom Uterus eine noch vollständigere. Durch die an Stärke zunehmenden Contractionen des Uterus, welche noch durch die Aktion der Bauchpresse (S. 103) unterstützt werden, wird das Ei und bald danach die Eihüllen mit der Placenta ausgetrieben. Die durch die Lösung der Placenta eröffneten weiten Blutgefässe des Uterus werden durch die kräftige Contraction desselben comprimirt und dadurch jede weitere Blutung

verhindert. Sind mehrere Eier zur Entwicklung gelangt, so werden die Föten aus dem Uterus einer nach dem anderen mit der zugehörigen Placenta ausgestossen. Der Uterus hat, wie bekannt (S. 433), sein spinales Innervationscentrum im Lendenmark. Indess hat Goltz nach Abtrennung des Lendenmarks und auch des Brust- und Kreuzbeinmarks (S. 438) vom übrigen Rückenmark bei Hündinnen noch einen ungestörten Ablauf des Geburtsaktes beobachtet. Es hängt dies wohl damit zusammen, dass die Uterusbewegungen innerhalb gewisser Grenzen von den in der Uterussubstanz gelegenen sympathischen Parenchymganglien beherrscht werden (S. 482), selbst noch, nachdem alle spinalen Verbindungen abgetrennt sind.

Register.

A.

C.

D.

E.

F.

G.

H.

I.

J.

K.

L.

M.

N.

O.

P.

Q.

R.

S.

T.

Gedruckt bei L. Schumacher in Berlin.





